

А К А Д Е М И Я    Н А У К    С С С Р

---

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

8

АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

---

ЛЕНИНГРАД

1975

*Журнал основан в 1916 г.*

*Издается 12 раз в год*

# РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*Е. Г. Бобров, М. М. Голлербах, П. М. Жуковский, О. В. Заленский, Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев, Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц, Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская, Т. А. Работнов, В. И. Разумов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, А. К. Скворцов, В. Б. Сочава, А. Л. Тазтаджян, Б. А. Тихомиров, А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров, Б. А. Юрцев, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

# EDITORIAL BOARD

*E. G. Bobrov, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev, H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz, B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja, T. A. Rabotnov, V. I. Razumov, L. E. Rodin, I. D. Romanov, A. K. Skvortsov, V. B. Soczava, A. L. Takhtajan, B. A. Tikhomirov, A. I. Tolmatchev, M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev, O. V. Zalensky, P. M. Zhukovsky.*

*Адрес редакции «Ботанического журнала»:*

*199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1*

*Ленинградское отделение издательства «Наука»*

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*.  
Корректоры *Ж. Д. Андропова, Н. П. Кузим* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 6/V 1975 г. Подписано к печати 9/VII 1975 г. Формат бумаги 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Печ. л. 9<sup>1</sup>/<sub>2</sub>+4 вкл. (1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> печ. л.) = 14.00 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.19. Тип. зак. 305.  
М-56087. Тираж 2638.

УДК 632.937.2 : 58 : 576.356.5 : 582.936(479.0)

И. И. Тумаджанов, Р. К. Беридзе, А. И. Погосян

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ  
И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛИПЛОИДНОГО КОМПЛЕКСА  
*VERONICA GENTIANOIDES* VAHL AGG.  
НА БОЛЬШОМ КАВКАЗЕ

I. I. TUMADJANOV, R. K. BERIDZE, A. I. POGOSYAN.  
DIFFERENTIATION OF POPULATIONS AND EVOLUTION OF POLYPLOID  
COMPLEX *VERONICA GENTIANOIDES* VAHL AGG. IN THE GREAT CAUCASUS

Хотя эволюция живых существ находит свое наиболее яркое выражение в повышении интегрированности особи, она протекает, однако, не в особях, а в надындивидуальных биологических системах. . . В эволюции наиболее существенной надындивидуальной системой является популяция.

И. И. Шмальгаузен. «Интеграция биологических систем и их саморегуляция». Бюлл. МОИП, 1961, 66.2, стр. 113—114.

Обсуждаются специфические особенности структуры и дифференциации популяций полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl agg. на Большом Кавказе. Подчеркивается, что в процессе микроэволюции и усложнения данного комплекса крупным ароморфозом, обусловившим дальнейшую прогрессивную эволюцию, был переход на новое, более высокое основное число  $x=12$ . Анализируется арогенность суперпопуляции диплоидной вероники, широко распространенной от низких предгорий до субнивального пояса гор. Установлено, что полиплоидия является здесь не только внутривидовой, но и внутрипопуляционной, с сообитанием растений всех степеней пloidности до декаплоидов включительно в одних популяциях с исходной диплоидной расой. Для субальп характерна сбалансированная диплоидно-тетраплоидная структура популяций. Наряду с интеграцией различных хромосомных рас в одних и тех же популяциях выявлены и анализируются процессы дезинтеграции экологического разнообразия популяций диплоидной вероники. Разбирается вопрос о достижении отдельными ее экотипами самостоятельного популяционно-видового уровня. Подчеркиваются политопность процесса дезинтеграции популяций на всем протяжении высокогорий Большого Кавказа и максимальная эвриадаптивность всей системы полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides*, занимающего различные био-климатические зоны.

После Бабкока и Стеббинса (Babcock, Stebbins, 1938), впервые открывших генетическую систему полиплоидного комплекса на примере американских видов рода *Crepis*, подобные системы различной сложности были описаны и изучены у ряда групп растений. Можно привести, например, исследованный Вагнером (Wagner, 1954; цит. по: Эрлих, Холм, 1966) комплекс в роде *Asplenium*, в основе которого лежат три первичных, взаимодействующих друг с другом вида. К сходному типу, экспериментально изученному Солбриджем и другими (Solbrig и др., 1968), относится полиплоидный комплекс, возникший на основе трех южноамериканских диплоидных видов рода *Glandularia*, распространенных в Южной Америке от Перу до Аргентины, а в Северной — от Гватемалы до центральных и восточных штатов США. Производными этих видов, полученными также в эксперименте, являются авто- и аллополиплоидные (тетра-,

гекса- и октоплоидные) формы, обладающие различной степенью фертильности. Следует назвать и тщательно изученный Грантом (Grant, 1964) комплекс *Gilia incospicua*, представленный множеством диплоидных, тетра- и октоплоидных форм (близнецовых видов — sibling species), распространенных в аридных регионах Северной и Южной Америки. Солбридж (Solbrig, 1970) отмечает, что то же самое наблюдается и в некоторых группах однолетних растений, таких как *Clarkia* (Lewis, 1961), *Oenothera* (Raven, 1962) и других. Для средневропейской флоры характерным примером может служить исследованный Эрендорфером (Ehren-dorfer, 1962) комплекс *Achillea millefolium* L. agg., представленный здесь двумя диплоидными исходными группами (Formenkreise) и полиплоидными, производными до гекса- и октоплоидов.

Одними из наиболее сложных являются взаимоотношения между тремя родами злаков — *Dichanthium*, *Botriochloa* и *Capillipedium*, соединенных в единую генетическую систему благодаря связующему кампиловиду *Botriochloa intermedia*, в свою очередь представляющему собой тетраплоидно-пентаплоидно-гексаплоидный комплекс. Данное межродовое объединение включает воспроизводящиеся половым способом диплоиды и асексуальные и сексуальные полиплоидные виды, находящиеся в очень активной стадии эволюции. Понадобилось более 25 лет всестороннего исследования, проведенного учеными разных стран, для того чтобы разобраться в этом сложном сплетении, вскрыть и доказать существование диплоидно-тетраплоидно-гаплоидного циклов, сопровождаемых сменой сексуального и апомиктного воспроизведения в этом комплексе, объединяющем в единую генетическую систему три рода злаков с обширным ареалом в умеренных и тропических зонах Старого и Нового Света (Wet de, Harlan, 1970).

Приведенные примеры свидетельствуют о существенных различиях и очень большой сложности внутривидовых, межвидовых и межродовых взаимоотношений в полиплоидных комплексах, изучение которых, по существу, еще только начинается.

Подобные исследования, успешно начатые школой Н. И. Вавилова, к сожалению, в последующем были прекращены. Поэтому мы затрудняемся назвать какие-либо примеры исследованных полиплоидных комплексов флоры нашей страны, которые по тщательности и глубине изучения стояли бы на одном уровне с названными выше. А между тем изучение ряда групп растений хотя бы кавказской флоры (как это стало теперь совершенно очевидным) может дать не менее значительные результаты и они могут послужить показательными объектами для понимания эволюционных процессов, протекающих в природных популяциях.

В этом отношении, мы в первую очередь имеем в виду комплекс *Veronica gentianoides* Vahl agg., который мы начали изучать и который обладает целым рядом специфических черт, особенно привлекающих к себе внимание. Это, прежде всего четкая очерченность ареала территорией Кавказа, Крыма и северо-востока Малой Азии и вместе с тем предельная насыщенность различными проявлениями эволюционных тенденций. Каждый новый этап исследования, в основу которого нами положен всесторонний анализ природных популяций, вскрывает все новые и новые, буквально неисчерпаемые факты, могущие служить моделью для познания элементарных процессов микроэволюции и видообразования в природе.

Положение это подчеркивается и многими зарубежными учеными. Так, Де-Уэт (Wet de, 1971) в статье «Полиплоидия и эволюция растений» пишет, что очень мало полиплоидных комплексов, родительские диплоиды которых известны вполне определенно, было детально изучено в биосистематическом отношении, хотя в результате такого изучения становятся более понятными многие общие вопросы процесса видообразования, в то время как на границах родственных видов это сделать значительно труднее. Полиплоидные комплексы обеспечивают формирование такой системы, в которой процесс видообразования может быть изучен в то время, когда группа находится в состоянии эволюционных преобразо-



ваний, и это особенно привлекает ботаников-эволюционистов (Wet de, 1971).

Предлагаемая статья имеет целью осветить основные направления дифференциации популяций и микроэволюции в комплексе *Veronica gentianoides*, находящемся на Большом Кавказе в очень активной стадии эволюционных процессов.<sup>1</sup> Мы не станем излагать историю таксономического изучения соответствующей серии рода *Veronica*, относительно которой вполне достаточные сведения имеются в первой нашей публикации (Тумаджанов, Беридзе, 1969). Отметим только, что до наших исследований по опубликованным данным, обобщенным Дарлингтоном и Уайли (Darlington, Wylie, 1955), было известно, что *Veronica gentianoides* Vahl является весьма вариабельным гексаплоидным видом с  $2n=48$  и основным числом  $x=8$ . Последнее было установлено еще в 1927 г. Э. Хубер (Huber, 1927). Только для *V. schistosa* E. Busch, относящейся к той же серии, А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1948) было указано соматическое число хромосом  $2n=24$ .

Для внесения ясности в дальнейшее изложение следует подчеркнуть, что в результате наших исследований и на основании изучения мейоза для комплекса *Veronica gentianoides* впервые установлено второе, более высокое основное число  $x=12$  (Беридзе, 1972). Установлено также широкое распространение популяций соответствующей диплоидной расы с  $2n=24$  (Тумаджанов и др., 1972).

Нам представляется совершенно очевидным, что переход на новое, более высокое основное число означает крупный ароморфоз, обеспечивший высокую степень внутривидового полиморфизма, лежащего в основе, как мы уже писали (Тумаджанов, Беридзе, 1969), эволюционного прогресса всей системы в целом. Такую бурную изменчивость следует связывать с прошлой гибридизацией исходных анцестральных форм и последующей полиплоидизацией. А. И. Толмачев (1958) считает вполне вероятным развитие гибридогенных комплексов, дающих начало постепенно стабилизирующимся видам как конечным продуктам гибридизации.

В этой связи отметим, что при обсуждении структуры полиплоидных комплексов Стеббинс (Stebbins, 1950) подчеркивал важность их всестороннего изучения на всей площади распространения, что необходимо, прежде чем делать обобщения, относящиеся к происхождению или эволюционным тенденциям, рассматриваемым в связи с климатическими и экологическими условиями. Важность такого полного познания, по мнению Стеббинса, становится еще более очевидной, так как при этом обнаружены добавочные комплексы, включенные в общую систему.

Отсутствие анцестральных диплоидных предков в комплексе *Veronica gentianoides* не опровергает данных Хубер, Дарлингтона и Уайли. Основное число  $x=8$ , как в этом мы убедимся на основании ознакомления с фактическим материалом, остается той, по выражению Джонса (Jones, 1970), исходной матрицей, которая сохраняется на протяжении всей эволюции, от какого бы отдаленного, ныне исчезнувшего предка она не происходила.

Ввиду широкого распространения генетически родственных вероник комплекса *Gentianoides* начиная от 200—300 м над ур. м. в Западной Грузии до 3800 м на вулканических вершинах Южной Армении полевые работы по анализу популяций были приурочены к отдельным биоклиматическим поясам. Нашими исследованиями в мезофильной лесной части Малого Кавказа установлена сравнительно простая структура комплекса *Veronica gentianoides*, отражающая наиболее типичную для данной территории, в том числе и для безлесного Южного Закавказья, общую картину дифференциации популяций (Тумаджанов и др., 1972, 1974).

<sup>1</sup> Общий обзор комплекса *Veronica gentianoides* был должен на V съезде Всесоюзного ботанического общества, состоявшемся в Киеве в сентябре 1973 г.

На Большом Кавказе, сложенном в основном осадочными горными породами и обладающим более мягким влажным климатом, структура и дифференциация популяций обнаруживает существенные отличия. Среднегорный цитотип диплоидной вероники достигает здесь широкого распространения по всему профилю гор от уровня моря в Западной Грузии до верхнеальпийского субнивального пояса по всему Большому Кавказу, с Дагестаном включительно (Тумаджанов, 1973).

У нас нет возможности дать детальную характеристику отдельных компонентов популяций диплоидной вероники на Большом Кавказе, образующей здесь основу всех популяций комплекса *Veronica gentianoides*. Отметим только, что в лесном поясе, начиная от низких предгорий, распространена исключительно диплоидная вероника, заселяющая открытые луговые склоны среди участков реликтовых широколиственных лесов с *Quercus hartwissiana*, *Q. imeretina*, *Fagus orientalis*, *Zelkova carpinifolia*, *Ostrya carpinifolia*, *Castanea sativa*, *Pterocarya pterocarpa*, с богатой видами кустарниковой флорой, в том числе с вечнозеленым *Rhododendron ponticum*. Уже здесь популяции представляют собой пеструю смесь различных фенотипов, количественные соотношения которых варьируют в зависимости от местных эдафических условий. Очевидно с этим связана повсеместная высокая плотность популяций, сплошным низкотравным «ковром» покрывающих пологие холмистые склоны известняковых предгорий и в период цветения физиономически чрезвычайно сходных с верхнеальпийскими низкотравными коврами, расположенными на высоте 2800—3000 м над ур. м., где та же диплоидная вероника произрастает вместе с такими криофильными растениями, как *Kobresia humilis*, *Carex oreophila*, *Luzula pseudosudetica*, *Festuca supina*, *Campanula biebersteinii*, *Minuartia caucasica*, *Sibbaldia semiglabra*, *Tripleurospermum subnivale*, *Chamaescladium acaule* и др. (рис. 1).

По нашим наблюдениям, на низких предгорьях в Западной Грузии плотность популяции достигала местами максимальных показателей — до 300—400 розеток на 1 м<sup>2</sup>. Столь высокое число особей на единицу площади вместе с большим внутрипопуляционным полиморфизмом может служить достаточно убедительным критерием эволюционного расцвета комплекса *Veronica gentianoides*.

С самого начала наших исследований первостепенное значение мы придавали изучению дифференциации природных популяций и анализу внутрипопуляционной изменчивости с выделением модальных морфобиологических групп, понимаемых нами в смысле К. М. Завадского (1968). Как подчеркивает Н. В. Тимофеев-Ресовский (Тимофеев-Ресовский и др., 1973 : 179), «выделение фенотипов, изучение их в плане популяционной морфофизиологии и феногеографии является чрезвычайно существенным для разработки ряда микроэволюционных проблем, позволяя определить некоторые перспективные подходы к исследованию действующих в природе элементарных эволюционных факторов и анализу пусковых механизмов микроэволюционного процесса». Основы этих пусковых механизмов в изучаемом комплексе *Veronica gentianoides* заложены прежде всего в генотипическом разнообразии исходных диплоидных популяций, охватывающих, как сказано выше, весь высотный профиль горных хребтов Большого Кавказа.

В последнее время в отечественной литературе, касающейся проблем эволюции, все больше внимания уделяется разработке учения о популяциях и видообразовании в природе в связи с другими разделами ботаники, и эти вопросы затрагиваются в целом ряде специальных работ. Не касаясь общетеоретических и методических вопросов более широкого плана, усиленно разрабатываемых ныне (Ан. А. Федоров, 1952; Лавренко, 1953, 1964; Толмачев, 1953, 1958; Завадский, 1958, 1968, 1972; Тимофеев-Ресовский, 1958; Тахтаджян, 1966, 1970; Агаев, 1968; Давиташвили, 1968, 1972; Шмальгаузен, 1968; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973, и др.) остановимся на одном вопросе, необходимом для понимания специфических



Рис. 1. Образцы растений диплоидной *Veronica gentianoides* Vahl.

*Верхний ряд* — скалистые склоны гор в окрестностях Казбеги на центральном Кавказе, 2500 м над ур. м. *Нижний ряд* — урочище Сатаплия в окрестностях Кутаиси, 200 м над ур. м.

особенностей генетической системы комплекса *Veronica gentianoides*. Мы имеем в виду работы Е. Н. Синской (1931), отмечавшей, что многие исследователи (Нильсон, Турессон, Дю-Рие, Клаузен и др.) считают, что происхождение видов осуществляется путем дифференциации крупных, богатых генами комплексов генотипов. Эти же авторы указывали, что при возникновении таких первоначальных недифференцированных комплексов большую роль играет гибридизация. Таким образом, заключает Синская, проблема видообразования становится проблемой возникновения первоначального комплекса генотипов и дальнейшей его дифференциации (Синская, 1931). В последующих работах, как указывает Т. М. Аверьянова (1972), подобный комплекс получает у Синской наименование «сложной экотипической популяции», а в монографии «Динамика вида» (1948), по существу, поставлена проблема «арогенной популяции». Аверьянова подчеркивает, что проблема арогенеза на микроэволюционном уровне обсуждается в работах Н. П. Дубинина, К. М. Завадского и других ученых.

При многочисленных наблюдениях в природе и в коллекционном питомнике (Тумаджанов, Беридзе, 1969) мы обратили внимание на то, что для изучаемой группы вероник характерно одновременно и перекрестное опыление, и самоопыление, а также апомиксис (псевдогамия), впервые описанный для вероник Замелисом и Мельдерисом (Zamelis, Melderis, 1931). И, наконец, нами неоднократно отмечалась повышенная способность растений этой группы к вегетативному размножению, особенно выраженная у некоторых экотипов комплекса. Все эти черты свойственны видам, которые, по Завадскому (1972), следует признать наиболее арогенными.

Наблюдения в природе в различных районах и высотных поясах Большого Кавказа с убедительностью свидетельствуют о том, что совокупность всех местных популяций диплоидной вероники, распространенных непрерывно по всему высотному профилю гор, может служить наглядным примером арогенной суперпопуляции. Обнаружение подобной структуры популяций является чрезвычайно важным для понимания всех направлений микроэволюционных процессов, протекающих в системе *Veronica gentianoides* agg. в целом.

На самом деле, в отличие от классического примера полиплоидного комплекса, впервые описанного Бебкоком и Стеббинсом, в основе которого лежат несколько дискретных видов, по выражению Стеббинса (Stebbins, 1950 : 346), «образующих как бы серию опорных колонн, которые поддерживают суперструктуру промежуточных полиплоидов», в нашем случае основу комплекса составляет широко распространенная диплоидная суперпопуляция. Выявленный нами образец подобного рода полиплоидного комплекса, очевидно, не является исключением. К близкому типу принадлежат полиплоидные комплексы, которые, по Де-Уэту (1971), произошли в результате гибридизации между хорошо дифференцированными популяциями внутри вида. Филогенетически подобные комплексы, по мнению того же автора, являются такими же полноценными, как и комплексы, возникшие путем гибридизации между различными родственными видами.

Таким образом, каждая местная диплоидная популяция среднегорной зоны представляет собой гетероморфный конгломерат различных морфобиологических типов и экоэлементов, вплоть до выраженных экотипов, занимающих соответствующие мозаично чередующиеся экологические ниши. Этот сложный конгломерат симпатрических форм диплоидной вероники, уже начиная с верхнегорнолесного пояса и, особенно, в субальпийском поясе Большого Кавказа вступает в процесс бурной полиплоидизации. Из числа полиплоидных рас наиболее обильна тетраплоидная; благодаря генетическим рекомбинациям между исходными диплоидными формами она обладает большим полиморфизмом и повсеместно обитает в популяциях с диплоидной расой. Основную группу составляют авто-аллотетраплоидные растения, различающиеся по фенотипу и степени



Рис. 2. Один из широколистных типов тетраплоидной расы *Veronica gentianoides* из казбегской популяции на Центральном Кавказе, 1900 м над ур. м.

фертильности, которая, как правило, достаточно высока у растений, возникающих *in situ* в генотипически полиморфных диплоидных популяциях (рис. 2, 3). Количественные соотношения этих двух цитотипов определяются изменчивостью местообитаний и колеблются от почти чистых диплоидных популяций, приуроченных к участкам с маломощной каменистой почвой, до обширных смешанных на луговых пологих склонах, местами с чистыми включениями тетраплоидов по понижениям рельефа с более мощными почвами и более густой субальпийской травянистой растительностью.

Следовательно сбалансированная диплоидно-тетраплоидная структура популяций составляет наиболее характерную черту комплекса *Veronica gentianoides* в верхнегорно-лесном и субальпийском поясах Большого Кавказа.

Стеббинс (Stebbins, 1966) подчеркивает, что внутривидовая полиплоидия не всегда бывает одновременно и внутрипопуляционной (как это, например, установлено нами для комплекса *Veronica gentianoides*). В последнем случае, как он полагает, полиплоиды должны успешно конкурировать с родительскими диплоидными формами, сосуществуя с ними в одной популяции, в то время как межпопуляционные полиплоиды, для того, чтобы утвердиться, нуждаются в новых местообитаниях.

Основываясь на данных Харлана Льюиса, Де-Уэт (1971) считает, что генетическая непрерывность между диплоидной и тетраплоидной расами вида сравнима с таковой между разъединенными популяциями диплоида и подтверждает, что обе расы следует считать находящимися в пределах одного вида. Аналогичной точки зрения придерживаются Девис и Хайвуд (Davis, Heywood, 1963), Кронквист (Cronquist, 1973) и другие ученые, считающие, что и диплоиды, и переходные полиплоидные производные формы должны рассматриваться как один сложно-политипический вид. К сожалению, эта истина далеко еще не осознана всеми исследователями, имеющими отношение к эволюционной тематике.

Из числа других более высоких полиплоидов, произрастающих в субальпийской зоне Большого Кавказа, обращает на себя внимание частая (в противоположность Малому Кавказу) встречаемость декаплоидной расы с  $2n=80$ , представленной группами или единичными особями крупных растений различного фенотипа и разной степени фертильности (рис. 4, 5). Декаплоидные цитодемы приурочены обычно к субальпийским крупнотравным лугам по опушкам березняков, но отдельные растения или небольшие их группы встречаются также в составе смешанных диплоидно-тетраплоидных популяций. Обилие и многообразие декаплоидной вероники на Большом Кавказе, очевидно, следует считать результатом взаимодействия гамет двух тетраплоидных рас — с  $2n=32$  ( $x=8$ ) и  $2n=48$  ( $x=12$ ) — с последующей амфидиплоидизацией. Широкое распространение таких рас способствует тесному переплетению двух полиплоидных рядов — на основе  $x=8$  и  $x=12$ , и, таким образом, обмен генами между этими рядами происходит именно на тетраплоидном уровне, на что для полиплоидных комплексов указывал еще Стеббинс (1950). Различные проявления процессов полиплоидизации приводят к достижению не только максимальной насыщенности популяций по количеству особей и разнообразию хромосомных рас, но и к возрастанию эвриадаптивности комплекса *Veronica gentianoides*, являющейся одним из показателей его эволюционного расцвета в горах Большого Кавказа.

В альпийском поясе Большого Кавказа нет выравнивания популяций с переходом к одному абсолютно господствующему гексаплоидному цитотипу, как это установлено нами для Малого Кавказа (Тумаджанов и др., 1972, 1974). Основу всех популяций по-прежнему образует широко распространенная диплоидная вероника, различные экотипы которой или произрастают на скально-щебнистом субстрате, или же принимают участие в составе низкотравных альпийских лугов. Повсеместно, хотя и не столь обильно, встречаются и полиплоидные расы, преимущественно



Рис. 3. Один из узколистных типов тетраплоидной расы *Veronica gentianoides* из казбегской популяции на Центральном Кавказе, 1800 м над ур. м.





Рис. 4. Стерильная форма растения декаплоидной ( $2n=80$ ) расы *Veronica gentianoides*. Субальпийский луг вдоль опушки березняка в Казбегском районе (Самеба) на Центральном Кавказе, 2000 м над ур. м.



Рис. 5. Высокофертильная форма растения декаплоидной расы *Veronica gentianoides*.  
Субальпийский луг в верховьях Арагви на Центральном Кавказе, 2100 м над ур. м.

тетраплоидная, возникающая на месте в недрах популяций исходной диплоидной вероники.

На основе детальных исследований природных популяций, сопровождаемых массовым определением хромосомных чисел, была создана общая канва для познания закономерностей дифференциации популяций, раскрытия динамики полиплоидного комплекса и установления различной направленности микроэволюционных процессов, протекающих во всей системе в целом.

Что касается Большого Кавказа как центра наибольшего разнообразия в группе вероник ряда *Gentianoides*, то мы приходим к выводу, что здесь, наряду с массовой полиплоидизацией и интеграцией различных хромосомных рас в одних и тех же популяциях, в экстремальных условиях высокогорья происходит дезинтеграция популяций той же диплоидной вероники с достижением отдельными ее экотипами самостоятельного популяционно-видового уровня. Остановимся несколько подробнее на последнем вопросе.

После того, как нами было установлено массовое распространение растений диплоидной расы, детально изучена их изменчивость, характер образуемых ими популяций и определено их место в полиплоидном комплексе *Veronica gentianoides*, стало совершенно очевидным, что описанная Е. А. Буш (1932) для верховьев р. Лиахви в Юго-Осетии *Veronica schistosa* является, по существу, одним из экотипов диплоидной расы, получившим селективное преимущество на щебнистых осыпях верхнеальпийского пояса гор. Обладая рядом признаков, усиленных длительным отбором, *V. schistosa* связана вместе с тем непрерывной цепью переходных биотипов с исходными арогенными популяциями среднегорий.

На всех картах ареала этой вероники, в том числе в обработке рода *Veronica*, опубликованной в 7-м томе «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма (1967), указан только небольшой район на Центральном Кавказе. На самом деле, как в этом убеждают полевые наблюдения, а также ознакомление с обширными материалами гербария Ботанического института АН СССР и другими коллекциями, в процесс дезинтеграции были вовлечены многие местные популяции диплоидной *V. gentianoides* на всем протяжении высокогорий Большого Кавказа. Так, на Западном Кавказе *V. schistosa* собиралась еще Г. Радде на Нахарском перевале. Первоначально она была определена как *V. gentianoides*, а впоследствии перепределена Е. А. Буш. Значительно позже аналогичные формы были собраны П. С. Панютиным и А. А. Колаковским в Абхазии, а также другими ботаниками в Раче на Мамисонском перевале и т. д. В Дагестане ее можно найти в сборах Рупрехта, а также в последнее время в обширных сборах В. М. Примы, собравшего вполне типичные формы *V. schistosa* от Тебулосмта на западе Дагестана до Шалбуздага и Бабадага на крайнем его востоке (рис. 6).

Все это говорит об автономности и политоппности процесса дифференциации арогенной суперпопуляции, протекавшего в разных частях высокогорий Большого Кавказа и приводящего к экотипической специализации отдельных ее компонентов при заселении верхнеальпийского субнивального пояса гор. Майр (1947) считает, что в таких случаях благодаря конвергентной эволюции новообразования могут возникать на основе отбора определенных экотипов в сходных условиях существования и приводить к независимому появлению сходных дочерних популяций.

Фаварже и Купфер (Favarger, Kupfer, 1969) также подчеркивают, что отличия современных элементов горных флор могли существовать еще в различных популяциях примитивного сингамеона и усилиться уже в процессе изоляции. По мнению этих авторов, когда видообразование происходит в результате дифференциации примитивного сингамеона, оно захватывает все популяции довольно обширной территории. Они признают, что в этом случае имеет место политоппная эволюция, установление которой составляет предмет уже микроэволюционных исследова-



Рис. 6. Растения *Veronica schistosa* из субнивального пояса высокогорного Дагестана.  
Верхний ряд — Тебулосмта на западе Дагестана (Горная Тушетия), 3050 м; нижний ряд — Богосский хребет в Центральной части Дагестана 3230 м над ур. м.

ний, и считают, что только таким путем можно будет понять происхождение многих сформировавшихся видов горных растений.

В обстоятельном исследовании истории высокогорной флоры Кавказа Ан. А. Федоров (1952) высказывает точку зрения о том, что сходные в третичное время по условиям сухого, но холодного климата высокогорья Восточного Кавказа и Армении, были совершенно подобны по растительности и флоре горам Эльбурса или даже Внутреннего Ирана. Отголосками этой флоры, развивавшейся вполне автохтонно, являются, по его мнению, многие современные виды высокогорных растений, возникшие большей частью самостоятельно от широко распространенных ранее общих предков. К аналогичным выводам приходит и А. И. Толмачев (1958), считающий, что политопное возникновение видов представляет реальную возможность, с которой ботаник, изучающий ареалы растений, и особенно ареалы видов с прерывистым распространением, обязан считаться.

Вместе с тем повсюду, в том числе в классическом месте своего обитания, при господстве одного характерного морфобиологического типа, *Veronica schistosa* обнаруживает внутрипопуляционный, и, особенно, межпопуляционный полиморфизм. Очевидно он связан с вовлечением в процессе дифференциации популяций, по выражению Н. В. Тимофеева-Ресовского (1969), «шлейфа» других, автоматически соотносимых генотипов, повышающих полигенность основных отбираемых форм. По нашим наблюдениям, межпопуляционный полиморфизм в основном определяется меняющимися литологическими условиями на отдельных горных хребтах в различных частях и орографических зонах Большого Кавказа. Так, некоторые уклоняющиеся широколиственные формы, встречающиеся как редкая примесь в обширной популяции в *locus classicus* на Центральном Кавказе, становятся уже обычными в популяциях на крайнем востоке Дагестана в субнивальном поясе гор Шахдага и Шалбуздага, сложенных массивными меловыми известняками. Кроме того, местонахождения популяции *V. schistosa*, будучи сильно сгущены на Центральном Кавказе в связи с территориальной выраженностью щебнистого мергелистого субстрата, в других высокогорных районах представлены сравнительно небольшими локальными включениями в общий ареал комплекса *V. gentianoides*.

Эрлих и Холм (1966) писали, что ботаники нашли мало примеров, доступных для анализа подобных эволюционных механизмов дифференциации природных популяций. Нам представляется, что приведенные материалы по микроэволюционным процессам в комплексе *V. gentianoides* agg. являются идеальными для демонстрации дифференциации исходных популяций, различные стадии которой могут быть прослежены *in statu nascendi* на всем протяжении высокогорий Большого Кавказа.

В свете общепризнанной концепции вида результаты кратко охарактеризованного нами сравнительного анализа популяции *Veronica schistosa* являются чрезвычайно наглядной иллюстрацией правильности положения, давно сформулированного Е. М. Лавренко (1964 : 37), что «вид, даже в узком его понимании, — не монотип и не гербарный тип, а сложная система гомогенных и гетерогенных популяций. . . Эта гетерогенность в одних случаях выражает возможность его изменений, превращая в другой вид, а в других — адаптацию, сохраняющую вид в определенных и часто разнообразных условиях существования». В последнее время это положение было развито А. К. Скворцовым (1972 : 55), подчеркнувшим, что «типологизм в проблеме вида представляет собой, несомненно, лишь частный случай редукционизма — стремления все качества более высокой формы организации материи (имеются в виду популяции, или «племенная жизнь вида», в смысле В. Л. Комарова) «свести к закономерностям более низкого уровня».

Во избежание кривотолков мы считаем необходимым оговорить, что приведя эти положения, полностью разделяемые нами, мы ни в коей мере не намерены принизить значение типовых коллекций или гербариев вообще, как это иногда тенденциозно пытаются изобразить некоторые



Рис. 7. Растения *Veronica schistosa* (справа) и производной тетраплоидной расы ( $2n=48$ ) из арагвской популяции, 2800 м над ур. м. (слева).

лица, преднамеренно искажая истинный смысл вырванных из общего контекста отдельных фраз.

Массовое определение хромосомных чисел в двух наиболее обширных популяциях *V. schistosa* в верховьях рек Лиахви и Арагви на Центральном Кавказе показало постоянное участие в них фенотипически почти не отличимой тетраплоидной расы с  $2n=32$  ( $x=8$ ), составляющей примерно одну треть особей в этих популяциях. Столь широкое распространение этой реликтовой расы в высокогорьях Большого Кавказа может служить лишним аргументом в пользу переплетения в комплексе *Veronica gentianoides* agg. двух полиплоидных рядов — более древнего (на основе  $x=8$ ) и филогенетически более молодого, находящегося в стадии эволюционного прогресса на основе полиплоидного повышения основного числа до  $x=12$ .

Совместное существование особей этих рас, растущих в популяциях в виде плагиотропно ветвящихся дерновин — клонов, имеющих до 15—20 цветочных побегов, наводит на мысль о псевдогамном способе их размножения. В связи с этим напомним, что апомиктическое размножение, характерное для ряда членов полиплоидных комплексов, свойственно и представителям рода *Veronica*, на что было указано С. С. Хохловым и М. И. Зайцевой (1974). Очевидно, именно этот способ бесполо-семенного размножения, обеспечивающий массовое воспроизведение растений идентичных генотипов, хорошо адаптированных к щебнистому субстрату мергелистых осыпей, способствовал столь обширному расселению *Veronica schistosa* на Центральном Кавказе. К этому следует добавить высокую специализацию к известняковому субстрату, затрудняющую культуру этого растения на кислых, богатых гумусом почвах.

Одновременно с этим, как и во всех других популяциях диплоидной вероники, *Veronica schistosa* с  $2n=24$  также претерпевает тетраплоидизацию и возникающие тетраплоидные растения с  $2n=48$  постоянно присутствуют во всех изученных нами природных популяциях (рис. 7). Сравнительный кариоморфологический анализ исходной диплоидной *V. schistosa* и особей производной тетраплоидной расы с убедительностью показал автотетраплоидный характер этих растений (Беридзе, Погосян, 1974). Будучи генетически связаны с более или менее гомозиготными исходными формами, такие тетраплоидные включения, рассеянно встречающиеся среди сплошных «зарослей» *V. schistosa* и упоминаемые всеми ботаниками как растения «обычной *Veronica gentianoides*», не отличаются очень крупными размерами (как это характерно для автотетраплоидов вообще), как правило, они полностью стерильны и сохраняются в популяции только как клоны.

Не следует, однако, думать, что *Veronica schistosa* представляет единственный пример специализации в новой адаптивной высокогорной зоне определенных экотипов исходных арогенных популяций диплоидной *Veronica gentianoides*. Адаптивная радиация приводит здесь к выделению особого экотипа, образующего чистые цитодемы в составе низкотравных верхнеальпийских лугов с кислыми ( $pH=5.2-5.4$ ) торфянистыми почвами. Небольшие растения этой вероники экологически замещают на Большом Кавказе высокогорную гексаплоидную *V. gentianoides* Малой Азии и Южного Закавказья, и, таким образом, в данном случае можно говорить о викаризме диплоидной и гексаплоидной рас, занимающих сходные экологические ниши на различных высокогорьях.

Параллельная эволюция имела своим последствием трансгрессивное наложение морфологических признаков (Тумаджанов, Беридзе, 1969), однако, несмотря на большое внешнее сходство этих растений, верхнеальпийские луговые экотипы комплекса *V. gentianoides* принадлежат в Малой Азии и на Большом Кавказе не только к различным хромосомным расам, но и к филогенетически различным ветвям эволюционного развития всей системы в целом. По сравнению с *V. schistosa*, произрастающей на продуктах выветривания известняковых горных пород (с 30% свободного Са в почвенной водной вытяжке), альпийская горнолуговая вероника, приуроченная к смежным высокогорьям, сложенным казбегскими извер-



женными породами, представляет особый альтернативный по своей экологической специализации экотип.

Выдерживая до конца принципы нашего биосистематического исследования и подходя к виду и его подразделениям прежде всего как к биологической и популяционной единице, мы вправе эти два альтернативных экотипа диплоидной вероники, образующие самостоятельные популяции, считать в одинаковой степени эволюционно дифференцированными. Поэтому, безусловно, прав Эрнст Майр (1973), полагающий, что только исследования на уровне гамма-таксономии, в которых эволюционные и экологические соображения играют главную роль и которые включают изучение популяционной структуры вида, всех аспектов индивидуальной изменчивости, изучение формообразования, адаптивной радиации и, наконец, видового многообразия в экологическом аспекте, могут сделать важный вклад в ряд областей биологии. Как известно, все эти разделы, относимые Э. Майром к гамма-таксономии, т. е. таксономии на высшем «третьем уровне», на которую он делает основной акцент, составляют предмет и задачи биосистематики (Тахтаджян, 1970) на современном этапе развития этой синтетической науки.

Таким образом, подводя общие итоги, подчеркнем, что в эволюции изучаемого комплекса одновременно действуют как процессы интеграции в популяциях различных хромосомных рас, так и процессы экотипической дезинтеграции, особенно проявляющие себя в естественных объединениях диплоидных популяций высокогорной биоклиматической зоны Большого Кавказа. Являясь сложными саморегулируемыми системами, популяции претерпевают постоянные изменения в соответствии с меняющимися условиями среды. Особенно хорошим примером в этом отношении могут служить смешанные диплоидно-тетраплоидные популяции, механизм регулирования состава которых связан с непрерывной полиплоидизацией и преимущественным выживанием всходов растений тех или иных хромосомных рас.

Непрерывность процесса полиплоидизации обеспечивает постоянный генный поток (gene flow), проходящий начиная от арогенной диплоидной суперпопуляции через все звенья генетически взаимосвязанной живой системы полиплоидного комплекса. Солбридж (Solbrig, 1970) очень удачно назвал генный поток основной силой, связывающей в единый узел все звенья подобных генетических систем. Все сложные проявления микроэволюционных процессов в конечном итоге способствуют достижению эвриадаптивности полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* agg. и занятию им самых различных биоклиматических зон, начиная с гумидных хвойно-широколиственных лесов с вечнозеленым подлеском на низких предгорьях Западной Грузии и кончая высоко поднятыми до нивального пояса вулканическими нагорьями континентальной и полупустынной Южной Армении.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агаев М. Г. (1968). О многообразии видообразовательных процессов. Бот. ж., 53, 1. — Аверьянова Т. М. (1972). К вопросу об арогенной популяции (на основе работ Е. Н. Синской). В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. — Беридзе Р. К. (1972). К изучению мейоза и микроспорогенеза у *Veronica gentianoides* Vahl. Бот. ж., 57, 12. — Беридзе Р. К., А. И. Погосян. (1974). К познанию природы автотетраплоидов у некоторых представителей дикой и культурной флоры. Сообщ. Ан Груз. ССР, 78, 3. — Буш Е. А. (1932). Новый вид рода *Veronica* L. из Юго-Осетии. Тр. Бот. музея, АН СССР, 24. — Гроссгейм А. А. (1967). Флора Кавказа, 7. — Давиташвили Л. Ш. (1968). Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. — Давиташвили Л. Ш. (1972). Учение об эволюционном прогрессе (теория ароморфогенеза). — Завадский К. М. (1958). К пониманию прогресса в органической природе. В кн.: Проблемы развития в природе и обществе. — Завадский К. М. (1968). Вид и видообразование. — Завадский К. М. (1972). О причинах эволюции в сторону арогенеза. В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. — Лавренко Е. М. (1953). Об изучении процесса видообразования в природе. Бот. ж., 38, 6. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биол., 1. — Майр Э. (1947). Систематика и происхождение видов. — Майр Э. (1973). Значение систематики в современной биологии. Журн. общ. биол.,

34, 3. — Синская Е. Н. (1931). К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 25, 2. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Скворцов А. К. (1972). В. Л. Комаров и проблема вида. В кн.: Сто лет со дня рождения В. Л. Комарова. (Комаровские чтения). — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова (1948). Исследование флоры альпийской области Центрального Кавказа. Уч. зап. Ленингр. пед. инст. им. Герцена, 66, 8. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1970). Биосистематика — прошлое, настоящее и будущее. Бот. ж., 55, 3. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1958). Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. Бот. ж., 43, 3. — Тимофеев-Ресовский Н. В., Н. В. Воронцов, А. В. Яблоков (1969). Краткий очерк теории эволюции. — Тимофеев-Ресовский Н. В., А. В. Яблоков, Н. В. Глотов (1973). Очерк учения о популяции. — Толмачев А. И. (1953). О некоторых вопросах теории видообразования. Бот. ж., 38, 4. — Толмачев А. И. (1958). Ареал вида и его развитие. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1. — Тумаджанов И. И. (1973). Структура и эволюция полиплоидного комплекса *Veronica gentianoides* Vahl по данным биосистематических исследований, Тез. докл. V съезда ВБО. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе (1969). О видообразовании в ряде *Gentianoides* Boriss. р. *Veronica* L., Бот. ж., 54, 11. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян (1972). Опыт анализа популяций *Veronica gentianoides* Vahl по профилю гор Малого Кавказа. Бот. ж., 57, 12. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе, А. И. Погосян (1974). О 48-хромосомном цитотипе *Veronica gentianoides* с Малого Кавказа. Сообщ. АН Груз. ССР, 75, 2. — Федоров А. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Матер. по четвертичн. периоду СССР. — Хохлов С. С., М. И. Зайцева (1971). Опыт определения количества апомиктных видов во флоре окрестностей Саратова антиморфологическим методом. В кн.: Апомиксис и цитозембриология растений. 2. — Шмальгаузен И. И. (1968). Факторы эволюции. — Эрлих П., Р. Холм (1966). Процесс эволюции. М. — Вабсcock E. B., Stebbins G. L. (1938). The American species of *Crepis*, their relationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. — Cronquist A. (1973). Basic Botany. — Darlington C. D., A. P. Wylie (1955). Chromosome atlas of flowering plants. — Davis P. H., V. H. Heywood (1963). Principles of angiosperm taxonomy. — Ehrendorfer F. (1962). Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der Mitteleuropäischen Flora und Vegetation. Berichte Deutsch. Bot. Ges., 75, 5. — Favarger C., Ph. Kupfer (1969). Monotopisme on polytopisme? Le Cas du *Viola parvula* Tin. Bol. soc. Broteriana, 43, ser. 2a. — Grant V. (1964). The biological composition of a taxonomic species in *Gilia*. Advances in Genetics, 12. — Huber E. (1927). Beiträge zur Klärung verwandtschaftlicher Beziehungen in der Gattung *Veronica*. Jahrb. wiss. Bot., 3. — Jones K. (1970). Chromosome changes in plants evolution. Taxon, 19, 2. — Lewis H. (1961). Experimental sympatric populations of *Clarkia*. Amer. Nat., 45. — Raven P. (1962). The systematics of *Oenothera* subgenus *Chylismia*. Univ. Calif. publ. Bot., 34. — Solbrig O. (1970). Principles and methodes of plant biosystematics. — Solbrig O., C. Passan, R. Glass (1968). Artificial hybridization between different polyploid levels in *Glandularia*. Amer. J. Bot., 55. — Stebbins G. L. (1950). Variation and evolution in Plants. New York. — Stebbins G. L. (1966). Chromosome variation and evolution. Sciens, 152. — Wet J. J. de (1971). Polyploidy and evolution in plants. Taxon, 20, 1. — Wet J. J. de, Harlan J. R. (1970). Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium*. Evolution, 24, 2. — Zamelis A., Melderis A. (1931). Pseudogamie bei der selbsterilen *Veronica pinnata* L. infolge der Bestäubung mit dem Polen von *Veronica longifolia*. Acta Horti Bot. Univ. Latviensis, 3, 4.

Институт ботаники  
Академии наук Грузинской ССР,  
Тбилиси

Получено 31 X 1974.

и  
Ботанический институт  
Академии наук Армянской ССР,  
Ереван.

## S U M M A R Y

The present paper considers specific peculiarities of the structure and differentiation of the populations of the polyploid complex *Veronica gentianoides* Vahl agg. in the Great Caucasus. It has been determined that the substantial aromorphosis, which stipulated further progressive evolution of the given complex, was the transition to a higher basic number  $x=12$ . An analysis is given of the ecotypical composition of the superpopulation

of diploid race which is widely distributed from the lower foothills to the upperalpine subnivale zone.

The intraspecific polyploidization leading to the predominance in the subalpine zone of the balanced diploid-tetraploid population structure is described. Alongside with the integration of different chromosome races in the same populations, the processes of de-sintegration of the ecotypical diversity of the diploid *Veronica* population are revealed and analysed. The examples of achievement by separate ecotypes of independent population — specific level are considered.

A special emphasis is attached to the polytopic nature of this process all along the Great Caucasus highlands and to the connected with that process convergent evolution on the basis of selection of definite ecotypes under similar conditions of existence.

A corollary is made about the evolutionary activity of the polyploid complex *Veronica gentianoides* on the Great Caucasus and its high adaptability in various bio-climatic zones.

УДК 581.9 (084.3—36)581.526.53+581.526.427 (477)

О. Н. Дубовик, М. В. Клоков, А. Н. Краснова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ИСТОРИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РАЙОНЫ  
СТЕПНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ УКРАИНЫO. N. DUBOVIK, M. V. KLOKOV, A. N. KRASNOVA.  
FLORISTIC, HISTORICO-GEOGRAPHICAL REGIONS OF THE STEPPE  
AND FOREST-STEPPE UKRAINE

В статье охарактеризованы флористические комплексы степной и лесостепной Украины, проведена оценка их эндемичных географических рас по степени близости, особо выделен групповой эндемизм. На основании этого намечены 10 основных флористических историко-географических районов на исследуемой территории.

За последние 10—15 лет накопилось много материала по флоре Украины, а в особенности по локальным флорам лесостепи и степи: Гологор (Бухало, 1964), Кременецких гор (Заверуха, 1960, 1962, 1965а, б), Товтрового кряжа (Мороз, 1970; Куковиця, 1973), Подольского Приднестровья (Куковиця, 1970), Среднего Побужья (Осичнюк, 1958, 1960), Овручско-Словечанского кряжа (Смык, 1965; Смик, 1970, 1974), Приднепровской возвышенности (Собко, 1970, 1971, 1972а, б, в, 1973), Левобережной лесостепи (Мринський, 1969, 1970), Донецко-Донского мелового бассейна (Морозюк, 1971а, б), Донецкого кряжа (Дубовик, 1963, 1964а, б, 1965, 1966), Приазовья (Краснова, 1970, 1971, 1972), Нижнего Приднестровья (Протопопова, Мринський, 1972) и других. Критическим изучением отдельных видовых групп из этих районов занимались, кроме перечисленных исследователей, также М. В. Клоков (1953а, б, 1959, 1960а, 1961, 1963, 1973), Е. Н. Кондратюк (1960), Т. Я. Омельчук (1962а, б, в), Д. С. Ивашин (1964) и другие.

Результаты указанных работ в значительной степени меняют наши представления о составе украинской флоры, об исторически сложившемся ее распределении по районам. О некоторых уже намечившихся выводах отсюда мы и сообщаем в настоящей статье.<sup>1</sup>

## К вопросу о таксономической оценке флоры

Единицей учета флоры должна являться географическая раса, исторически возникшая и развивающаяся, определенным образом локализованная в пространстве и во времени. Географическая раса в таксономическом отношении трактуется нами как вид и обозначается бинарным наименованием при возможности уверенного отнесения каждого экземпляра к определенной расе или к гибриду между расами. Географически изолированные популяции, не обнаруживающие по морфо-физиологическим показателям расовой специфики, рассматриваются нами в составе одной географической расы, даже если их принято различать в качестве самостоятельных видов. То же касается и форм, соединенных плавными и непрерывными переходами негибридного характера. Географические

<sup>1</sup> Эти материалы были доложены на секции истории флоры и растительности V Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества (1973 г.).

расы адаптивного характера, различные главным образом по относительным, количественным признакам, и расы абберративного характера, резко различающиеся по абсолютным (обязательным для каждого индивидуума расы) признакам, мы принимаем в качестве двух независимых категорий географической расы, имеющих собственные пути развития, но отнюдь не в качестве ступеней развития одного вида.

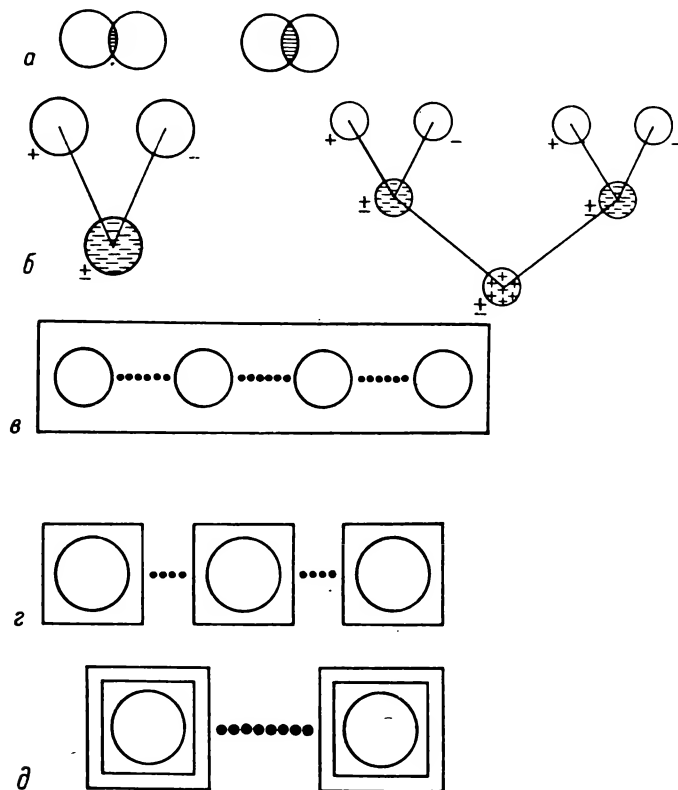


Рис. 1. Классификация географических рас по степени близости.

а — географические расы, соединенные контактными переходами гибридогенного характера, но ясно различимые за пределами зоны контакта; кружочками обозначены географические расы, штриховкой показана зона контакта; б — схема двух совидий, включающих разновозрастные расы; самая древняя раса обозначена крестиками, более молодые — штриховкой, самые молодые не заштрихованы; связи между расами показаны сплошной линией; в — естественная группа географических рас, не образующая совидий. Связи между расами показаны пунктиром, естественность группы обозначена прямоугольником; г — географические расы, не имеющие близких родственников и рассматриваемые в качестве единичных представителей отдельных рядов; квадраты с кружочком обозначают монотипные ряды, пунктиром показаны связи между ними; д — географические расы с еще большей степенью изоляции (до подсекции, секции, рода — в нашем материале); двумя квадратами с кружочком обозначены монотипные подсекции, секции или роды.

Группировка географических рас по степени их близости намечается такая (рис. 1): а) географические расы, соединенные контактными переходами гибридогенного характера, но ясно различимые за пределами зоны контакта, например виды *Salvia*<sup>2</sup> ряда *Nemorosae*: *S. illuminata*, *S. moldavica* и др.; б) географические расы, не соединенные контактными зонами переходов, но обнаруживающие непосредственную филогенетическую связь между собою, образующие совидия (syneidon) (Клоков, 1960б, 1967, 1973, 1974а), например виды *Centaurea* подрода *Phalolepis* секции *Pseudophalolepis*: *C. proto-margaritacea*, *C. margarita-alba*, *C. margaritacea*;

<sup>2</sup> Латинские названия приведены по «Флоре СССР», «Флоре УРСР» и «Визначнику рослин України».

в) географические расы, имеющие более или менее близких родственников, но не обнаруживающие непосредственных филогенетических связей с ними, например виды *Dianthus*: *D. guttatus*, *D. campestris*, *D. carbonatus*, *D. hypanicus*; г) географические расы более или менее изолированные, не имеющие близких родственников и рассматриваемые поэтому в качестве единичных представителей отдельных серий (рядов), например *Hyssopus cretaceus*, *Achillea glaberrima*, *Artemisia hololeuca*; д) географические расы с еще большей степенью изоляции (до подсекции, секции, рода — в нашем материале), например род *Cymbocasma* с одним видом *C. borysthenea*, вид *Centaurea pseudoleucolepis* — особая монотипная подсекция *Pseudoalbag.* Во многих случаях флору района характеризуют не отдельные виды, а целые группы таковых, что мы считаем достаточным доказательством непрерывного существования локальной флоры, по крайней мере в течение времени, необходимого для возникновения и развития такой видовой группы.

### О флористических комплексах

Конкретная флора любого района представлена различными флористическими комплексами, которые тесно связаны с современными условиями произрастания и в то же время они исторически обусловлены.

Флористический комплекс — явление сложное, типология комплексов разработана плохо. Мы далее пользуемся для их обозначения употребительными, эмпирически выработанными наименованиями, различая следующие.

А. Т а е ж н ы й ( б о р е а л ь н ы й ) ф л о р и с т и ч е с к и й к о м п л е к с. В условиях лесостепи и степи он представлен лишь отдельными видами в изолированных местообитаниях, например: *Gagea granulosa* в степной дубраве Правобережья (Собко, 1970, 1974), которая ранее приводилась по недоразумению, и *Stellaria hebecalyx* в Южном Полесье.

Б. Н е м о р а л ь н ы й ф л о р и с т и ч е с к и й к о м п л е к с, связанный с широколиственными лесами. Он особенно разнообразен и гетерохронен. Мы в его составе выделяем субнеморальный комплекс, куда относятся полутеневые, опушечные и кустарниковые растения. Он отличается в лесостепных районах Украины хорошо выраженным эндемизмом, например в родах *Delphinium* и *Aconitum*, виды которых еще недостаточно изучены. Сюда относятся также *Tulipa quercetorum*, *Asparagus pseudoscaberrimus*, *Polygonatum latifolium*, *Polygonum kotovii*, *Erysimum sylvaticum*, *Euphorbia volhynica* и *Eu. klokovi* Dubovik (Дубовик, Крицька, Мороз, 1973), *Viola matutina*, *Mellitis sarmatica*. Среди эндемичных видов известны не только травянистые растения, но также кустарники и даже деревья; это виды *Betula*, *Euonymus*, *Crataegus*, *Spiraea*, *Rosa*, *Prunus*, *Cerasus* и *Cytisus*.

Для пристепных и степных боров характерен субнеморальный вариант псаммофильного комплекса с такими представителями, как *Pinus fominii* Kondr. (Кондратюк, 1960), *Betula borysthenea*, *Koeleria grandis*, *Gagea ucrainica*, *Iris pineticola*, *Dianthus pineticola* Kleop. (Клоков, 1974б), *Veronica paczoskiana* Klok. (Клоков, 1975).

В. Л у г о в о й ф л о р и с т и ч е с к и й к о м п л е к с. Он вообще однообразен, несмотря на свою пестроту, однако и здесь есть эндемичные виды: *Stellaria fragilis* Klok. (Клоков, 1974б), *Scutellaria dubia*. На юге лесостепи и в степи от него отчленяется галофильно-луговой комплекс с собственным эндемизмом в родах *Puccinellia*: *P. bilykiana*, *P. brachylepis* и *P. pseudoconvoluta*; *Limonium* — ряд *Alutacea*: *L. alutaceum*, *L. donetzicum* и *L. hypanicum* и *Artemisia* — подрод *Seriphidium*: *A. boschniakiana*, *A. praticola*.

К галофильно-луговому комплексу тесно примыкает литорально-солончаковый с такими представителями, как *Puccinellia fominii* и *P. syvaschica*, *Elytrigia ruthenica*, *E. juncea*, *Gypsophila pauli*, *Lepidium syvaschicum*, *Lotus elisabethae*, *Limonium czurjukiensis*, *Odontites salina*, *Tripolium pannonicum*.

Г. Плакорно-степной флористический комплекс. Обычен на материковой Украине в северных и южных его вариантах. Северные варианты представлены в зоне лесостепи, а южные — в зоне степи.

В целом для северных вариантов характерны: *Stipa joannis*, *S. stenophylla*, *S. capillata*, *Festuca sulcata*, *Poa angustifolia*, *Agrostis syreistchikovii*, *Elytrigia intermedia*, *Carex humilis*, *Iris hungarica*, *Trifolium montanum*, *Anthyllis polyphylla*, *Medicago procumbens* Bess. (Клоков, 1947), *Astragalus dasyanthus*, *Eremogone micradenia* (P. Smirn.) Ikonn. (*Arenaria ucrainica* Spreng.), *Adonis vernalis*, *Filipendula hexapetala*, *Linum flavum*, *Pedicularis kaufmannii*, *Salvia pratensis*, *S. illuminata*, *Stachys recta*, *Thymus marschallianus*, *Veronica gryniana* Klok. (Клоков, 1975), *Galium verum*, *G. ruthenicum*, *Campanula glomerata*, *Asperula cynanchica*, *Centaurea sumensis*.

Особым своеобразием отличаются подольские каменистые степи, на которых представлен петрофильно-степной комплекс. Кроме ковылей, в том числе *Stipa pulcherrima* C. Koch s. l., здесь характерны: *Festuca glauca*, *Sesleria heufleriana*, *Helictotrichon besseri* (Griseb.) Klok. (Куковиця, 1973). Разнотравье будет рассмотрено ниже при характеристике петрофильного комплекса.

Южные варианты степей связаны со степной зоной: с подзонами разнотравно-типчаково-ковыльных, типчаково-ковыльных и полынно-злаковых степей. Они характеризуются такими видами: *Stipa lessingiana*, *S. grafiana* Stev. (Клоков, Осычнюк, 1975), *S. ucrainica*, *Zerna riparia*, *Agropyron pectiniforme*, *Medicago kotovii*, *Asrtagalus pubiflorus*, *Dianthus lanceolatus*, *Adonis wolgensis*, *Erysimum canescens*, *Crambe tataria*, *Veronica barrelieri*, *V. sclerophylla* Dubovik (Дубовик, 1964а), *Limonium latifolium*, *Stachys transsilvanica*, *Salvia nutans*, *S. tesquicola*, *Galium ruthenicum*, *Asperula octonaria*, *Campanula farinosa*, *Linosyris villosa*, *Serratula xeranthemoides*, *Centaurea marschalliana*, *C. adpressa*.

Среди южных вариантов выделяется восточный на левобережье Украины с такими характерными видами: *Stipa rubentifformis* P. Smirn. (Клоков, Осычнюк, 1975), *Helictotrichon schellianum*, *Elytrigia stipifolia*, *Crambe aspera*, *Linaria maeotica*, *Galium tomentellum*, *Phlomis stepposa*, *Jurinea arachnoidea*, *Serratula bracteifolia*, *Centaurea tanaitica*, *Tragopogon dasyrhynchus*.

Среди эндемичных степных растений плакора почти нет узких эндемиков, в большинстве случаев это причерноморские или, чаще, причерноморско-каспийские виды. Узкие эндеми связаны с песками, обнажениями (например, с каменистыми степями на известняках) и с понижениями, особенно с подами.

Д. Псаммофильный флористический комплекс. Характеризует открытые пески, т. е. главным образом песчаную степь, которая имеет свои характерные злаки: *Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud. (Клоков, Осычнюк, 1975), виды *Koeleria*, *Festuca*, *Agropyron*. Песчаная флора на Украине довольно разнообразна, она представлена несколькими вариантами: литорально-песчаная, флювиально-песчаная, аллювиально-песчаная и флора палеогеновых песков, а также несколькими подчиненными комплексами, южнополесским, днепровско-донским и нижнеднепровским. В целом псаммофильный комплекс отличается наиболее резко выраженным и часто групповым эндемизмом, несомненно превосходя в этом отношении знаменитую меловую, гиссоповую флору. Групповой эндемизм представлен в родах *Syrenia* (почти весь род), *Taeniopetalum* (род или секция рода *Peucedanum*), в секции *Lepidophorae* рода *Asperula* (рис. 2, 11—14), в секции *Dasyanthus* рода *Agropyron*, подсекции *Glaucæ* рода *Koeleria*. Характерны псаммофильные ряды в родах *Apera*, *Leymus*, *Polygonum*, *Corispermum*, *Cerastium*, *Dianthus*, *Onosma*, *Thymus*, *Linaria*, *Jurinea*, *Tragopogon* и *Centaurea*.

Песчаную флору можно назвать васильковой по обилию и разнообразию свойственных только ей эндемичных видов рода *Centaurea*. На терри-



тории Украины распространены 13 видов василька из двух подродов — *Acrolophus* (ряд *Arenaria* с четырьмя видами) и *Phalolepis*, в котором вся палеопонтийская реликтовая секция *Pseudophalolepis*, за исключением монотипной подсекции *Pseudoalbae*, состоит из псаммофильных рядов: *Margaritaceae*, *Appendicatae*, *Gerberianae* (рис. 3, 5—13). К этой секции, а именно к последнему ряду, относятся еще три более восточных вида. Таким образом, большинство видов этой секции представлено на Украине, в основном в нижнеднепровском подчиненном комплексе, который имеет ясно выраженный реликтовый характер.

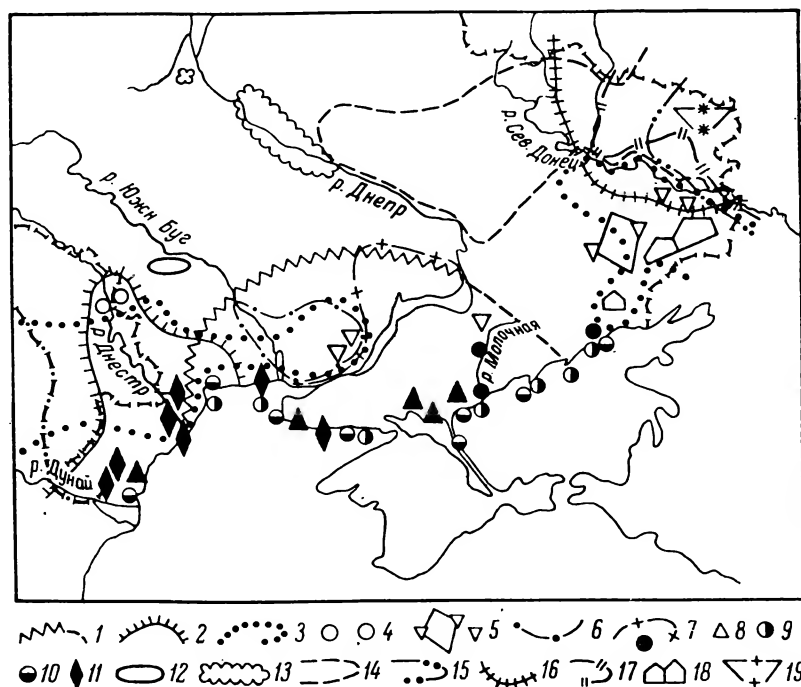


Рис. 2. Ареалы эндемичных и дизъюнктивных видов, характерных для Одесского, Черноморско-Азовского литорального, Правобережно-Днепровского, Левобережно-Днепровского, Донецко-Донского и Донецкого флористических районов.

1 — *Astragalus odessanus*; 2 — *A. pseudoglaucus*; 3 — *Jurinea brachycephala*; 4 — *Genista tetragona*; 5 — *Veronica capsellcarpa*; 6 — *Cytisus skrobiszewskii*; 7 — *Cymbaschasma borysthena*; 8 — *Cerastium sylvaticum*; 9 — *Crambe pontica*; 10 — *Centaurea odessana*; 11 — *Asperula setulosa*; 12 — *A. savranica*; 13 — *A. leiogravolens*; 14 — *A. graveolens*; 15 — *Astragalus cretophilus*; 16 — *Hyssopus cretaceus*; 17 — *Scrophularia cretacea*; 18 — *S. donetzica*; 19 — *Lotus olgae*.

Е. Петрофильный флористический комплекс. Этот комплекс особенно разнообразен и ярок, отличается резко выраженным эндемизмом, который характеризует отдельные флористические районы лесостепи и степи Украины. При его характеристике мы будем оценивать расы по степени близости. Он объединяет к тому же совершенно различные по составу и происхождению локальные флоры, разбивающиеся на две основные группы: кальцефильную (флора известняков и мелов) и силикофильную (гранитная флора). К первой группе на Украине относятся: волыно-подольский комплекс, характеризующийся реликтовым эндемизмом не слишком, однако, древнего возраста, представленным географическими расами типа «б». Примеры: *Minuartia thyraica* Klok. и *M. aucta* Klok., *Otites eugeniae* (Kleop.) Klok. (Клоков, 1974б), *Myosotis ludomilae* Zaverucha (Заверуха, 1962), *Thymus amictus* и *Th. podolicus*, *Scrophularia verna*, *Asperula semiamicta*, *Jurinea pachysperma*.

Сюда заходят петрофильно-степные дизъюнктивные виды: *Allium strictum*, *Helianthemum canum* (Заверуха, 1960), *Dracocephalum austriacum*.

Кроме волыно-подольского комплекса, на правобережной Украине представлен еще одесский, с ярко выраженным прогрессивным эндемизмом. Здесь преобладают географические расы типа «б»: *Gagea hypanica* Sobko (Собко, 1971), *Onobrychis gracilis*, *Linum linearifolium*, *Polygala moldavica*, *Phlomis hypanica*, *Ph. piskunovii*, *Thymus moldavicus*, *Linaria biebersteinii*, *Asperula tyraica*, *A. bidentata*, *Galium hypanicum*, *G. odessanum*, *Tanacetum odessanum*, *Jurinea mollissima*.

На левобережной Украине имеется меловой донецко-донской комплекс. Эту меловую флору называют гиссоповой по характерному представителю *Hyssopus cretaceus*, относимому к монотипному ряду *Cretacei* (тип «г»). Таким же изолированным видом является *Artemisia hololeuca* (тип «г»). В целом же для мелового комплекса неизвестны ни изолированные эндемы типа «д», ни групповой эндемизм. Он представлен отдельными эндемиками, имеющими в других флористических районах замещающие или близкие

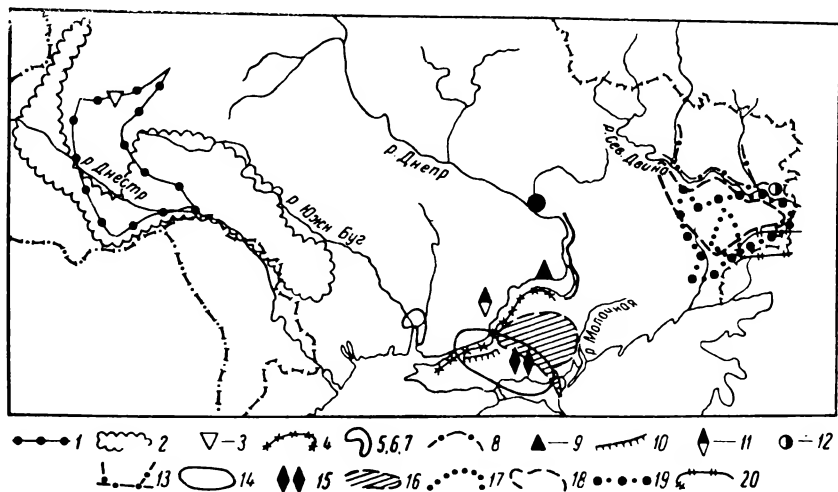


Рис. 3. Ареалы эндемичных и дизъюнктивных видов, характерных для Волыно-Подольского, Нижне-Днепровского, Донецко-Донского и Донецкого флористических районов.

- 1 — *Euphorbia volynica*; 2 — *Eu. klovovii*; 3 — *Betula klovovii*; 4 — *B. borysthenaica*; 5 — *Centaurea proto-margaritacea*; 6 — *C. margaritacea*; 7 — *C. margarita-alba*; 8 — *C. konkae*; 9 — *C. appendicata*; 10 — *C. breviceps*; 11 — *C. paczkii*; 12 — *C. proto-gerberi*; 13 — *C. donetzica*; 14 — *Elytrigia pseudocoesia*; 15 — *Phlomis scythica*; 16 — *Achillea micranthoides*; 17 — *Gasparrinia donetzica*; 18 — *Delphinium sergii*; 19 — *Lysimachia verticillaris*; 20 — *Cleome donetzica*.

широко распространенные виды типа «а»: *Genista tanaitica*, *Linaria cretacea*, *Artemisia nutans*, или типа «б»: *Schiverekia mutabilis*, *Scutellaria cretica*, *Asperula tephrocarpa* и *Artemisia tanaitica*, или типа «в»: *Silene cretacea*, *Thymus cretaceus* и др.

Всего на меловых обнажениях бассейна р. Северский Донец С. С. Морозук (1971) обнаружила 331 вид высших растений. Эндемов мелового гиссопового комплекса насчитывается около трех десятков, некоторые из них доходят до Волги, однако на Волге есть свой волжско-уральский флористический меловой комплекс.

По сравнению с меловым слабее выражен приазовско-донецкий кальцефильный комплекс, насчитывающий 10 эндемичных рас четырех типов, половина из которых относится к типу «б». Это *Cytisus kreczetoviczii*, *Linum czernjaevii*, *Euphorbia cretophila*, *Vincetoxicum maeoticum*, *Asperula graniticola*. Меньше эндемиков типа «а»: *Allium pseudoflavum* Omelcz. (Омельчук, 1962а), *Achillea leptophylla*, *Artemisia argentata*, и по одному виду типа «в» — *Centaurea lavrenkoana* и типа «г» — очень интересный приазовско-донецкий эндем с большим количеством архаических признаков *Hyacinthella pallasiana*.

Ко второй, силикофильной группе относятся два, резко отличающихся друг от друга, каждый с собственным, ярко выраженным эндемизмом, гранитных флористических комплекса: приднепровский и приазовский. Реликтовые и прогрессивные элементы имеются в составе обоих, но приазовский, по-видимому, более древний.

К эндемикам Приднепровской возвышенности относятся семь видов, которые охватывают почти все типы географических рас, за исключением типа «д». Это тип «а» — *Silene mariae*, тип «б» — *Silene hypanica* (рис. 4, 13, древнейший вид секции *Compactae*), тип «в» — *Dianthus hypanicus* (рис. 4, 14), *Cerasus klokovii* Sobko (Собко, 1973), *Sedum boryssovae*, *Seseli*

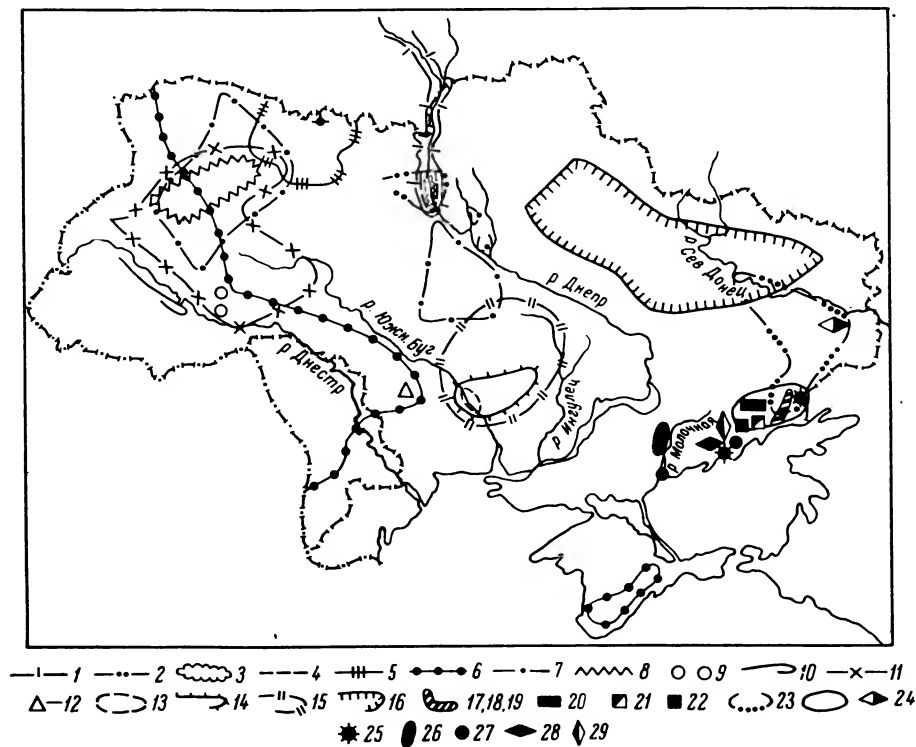


Рис. 4. Ареалы эндемичных и дизъюнктивных видов, характерных для Южно-попелесского, Воыно-Подольского, Правобережно-Днепровского, Левобережно-Приднепровского и Приазовского флористических районов.

1 — *Coryspermum borysthenicum*; 2 — *C. hybridum*; 3 — *C. glabratum*; 4 — *C. insulare*; 5 — *Rhodonendron luteum*; 6 — *Quercus petraea*; 7 — *Daphne cneorum*; 8 — *Teucrium praemontanum*; 9 — *Gypsophila thyracea*; 10 — *Thalictrum uncinatum*; 11 — *Thymus podolicus*; 12 — *Th. ciliatissimus*; 13 — *Silene hypanica*; 14 — *Dianthus hypanicus*; 15 — *Seseli pallasii*; 16 — *Crataegus klokovii*; 17 — *Thymus kalmiussicus*; 18 — *Th. pseudograniticus*; 19 — *Th. graniticus*; 20 — *Lythrum hybridum*; 21 — *Achillea glaberrima*; 22 — *Centaurea pseudoleucolepis*; 23 — *Euphorbia cretophila*; 24 — *Hyacinthella pallasiana*; 25 — *Gagea maeotica*; 26 — *G. artemczukii*; 27 — *G. tesquicola*; 28 — *Ornithogalum melancholicum*; 29 — *Otites dolichocarpa*.

*pallasii* (рис. 4, 15) и тип «г» — *Moehringia hypanica*. Преобладает группа «в», а «б» почти не представлена. Наоборот, три вида гранитных обнажений, общие для Приазовской и Приднепровской возвышенности, *Stipa granitica* Klok. (Клоков, Осычнюк, 1975), *Rumex fascilobus*, *Otites granitica* относятся только к типу «б»; итого 10 эндемичных видов.

Приазовский гранитный флористический комплекс имеет в 1.5 раза больше эндемичных видов — 12 «своих» и три общих — и свой групповой эндемизм в роде *Thymus*. Он характеризуется всеми типами географических рас, причем на 2/3 представлен расами типа «б». В Приазовье в заповеднике Каменные Могилы растут два узкие эндема: *Achillea glaberrima* (тип «г») и *Centaurea pseudoleucolepis* (тип «д»).

Ж. Сублиторальный приазовский флористический комплекс. Он крайне ограничен по распространению

и носит глубоко реликтовый характер, отличаясь резко изолированными в системе эндемичными видами *Gagea* (тип «д»): *G. maeotica*, представителем монотипной секции *Maeoticae* Krasnova, и *G. artemczukii* Krasnova, занимающим обособленное положение в широком и сборном ряде *Dibulbosae* (Краснова, 1972).

3. Л и т о р а л ь н ы й к о м п л е к с. На Украине он представлен, помимо широко распространенных, видами эндемичными для черноморско-азовского побережья от Дуная до Дона. Он имеет четыре подчиненных комплекса: 1) галофильно-полупустынный, представленный широко распространенными видами; 2) галофильно-псаммофильный; 3) песчаный и 4) лугово-песчаный.

В каждом из перечисленных комплексов можно различить элементы палеопонтические, древнесредиземноморские, азиатские и средиземноморские (по связям и происхождению). Палеопонтическое ядро автохтонной степной флоры также неоднородно. Оно имеет древнесредиземноморские и ангаридские связи.

### Основные историко-географические районы

Основные историко-географические районы мы выделяем на карте (рис. 5), совмещенной со схематической картой лесостепи и степи УССР (Білик, 1973), чтобы подчеркнуть своеобразие флористического районирования на фоне геоботанического районирования.

Мы не рассматриваем здесь Крым, так как равнинные степи Украины связаны только с северной частью Крыма. Флора почти всего Крыма имеет свою историю, отличную от истории флоры равнинной Украины. Перечисляем основные районы и даем им краткую характеристику.

1. Ю ж н о п о л е с с к и й ф л о р и с т и ч е с к и й р а й о н. В этом районе заходящая на Украину с севера флора Полесья обладает значительным своеобразием. Она имеет свой псаммофильный комплекс, в основном представленный эндемичными географическими расами типа «б»: *Dianthus pseudosquarrosus*, *Veronica paczoskiana* Klok. (Клоков, 1975), *Artemisia dniproica*, *Jurinea pseudocyanooides* и более северными видами *Festuca polessica*, *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Thymus serpyllum*, а также эндемичными видами *Corispermum*, связанными с аллювиальными песками Днестра (рис. 4, 1, 2, 3): *C. borysthenticum* Andrз. из ряда *Canescentia* Klok., *C. calvum* Klok. из ряда *Nitida* Klok., *C. hybridum* Bess., *C. glabratum* Klok. из ряда *Hyssopifolia* Klok. (Клоков, 1960а). Из васильковой песчаной флоры здесь растет только *Centaurea borysthentica*, связанная с бассейном Днестра.

Эндемичных рас типа «в» гораздо меньше. Это *Corispermum insulare* Klok. (рис. 4, 4), *Dianthus pineticola* Kleop. (Клоков, 1974б), *Thymus muscosus* Zaverucha (Заверуха, 1962) — эндем Малого Полесья — и более северная *Silene lithuanica*. Другой, более северный вид, *Koeleria grandis* Bess. представляет собой пример географической расы типа «г». Таким образом, это флора молодая, развивающаяся и в то же время сохраняющая некоторые древние черты.

Другие флористические комплексы здесь представлены отдельными видами также в основном типа «б». С мела Придеснянского плато в Левобережном Полесье известен эндемичный вид *Gagea praeciosa*. С гранитов Правобережного Полесья известен гибридогенный вид *Thymus polessicus*. Так как Южное Полесье — бывшая лесостепь, то здесь можно найти такие степные полуэндемичные виды, как *Tragopogon melanantherus* (кроме Полесья, известен еще из Левобережно-Приднепровского района).

Из Южного Полесья известны дизъюнктивные местонахождения лесных реликтовых растений (рис. 4, 5, 6, 7): *Rhododendron luteum* (Барбарич, 1962; Смик, 1974), *Quercus petraea*, *Hedera helix*, *Daphne sneorum*, *Betula kotulae* Zaverucha (Заверуха, 1964), *Cytisus ratisbonensis*, — связанных главным образом с Овручско-Словечанским кряжем и с Волынской грядой. Сюда же заходит таежный вид *Stellaria hebecalyx* (Клоков, 1974б).

II. Волыно-Подольский флористический район, занимающий Волыньскую и Подольскую возвышенности и расположенный к югу от района Южного Полесья и тесно с ним связанный, характеризуется древними лесными элементами неогенового возраста. Сюда заходят *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* (рис. 4, 6), *Hedera helix*, *Daphne cneorum* (рис. 4, 7), *Euonymus nana*, *Staphylea pinnata*. Здесь растет *Betula klovkovi* Zaverucha (Заверуха, 1964), реликтовый эндем Кременецких гор типа «г» (рис. 3, 3), а также эндемичные кустарники и травянистые виды типа «б»: *Spiraea polonica*, виды *Rosa* и *Cytisus*, *Euphorbia volhynica* и *Eu. klovkovi* (рис. 3, 1, 2), *Aconitum besserianum*, *Symphytum besseri* Zaverucha (Заверуха, 1962), *Galium exoletum*.

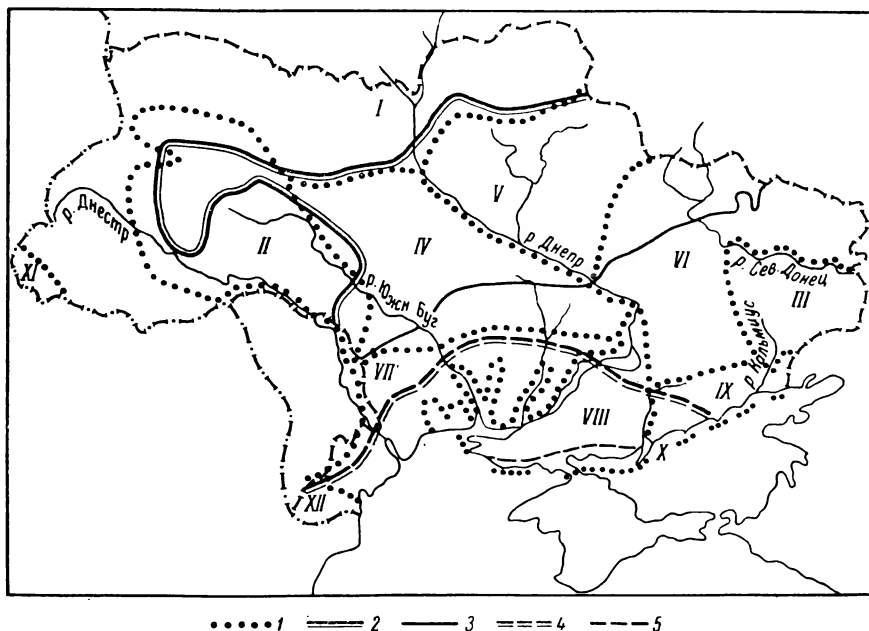


Рис. 5. Основные флористические, историко-географические районы степной и лесостепной Украины на фоне геоботанического районирования.

Районы: I — Южнополесский; II — Волыно-Подольский; III — Донецкий; IV — Правобережно-Приднепровский; V — Левобережно-Приднепровский; VI — Донецко-Донской; VII — Одесский; VIII — Нижнеднепровский; IX — Приазовский; X — Черноморско-азовский литоральный; XI — Паннонский, или среднедунайский; XII — Нижнедунайский. Границы: 1 — флористических районов (показаны схематически, нуждаются в уточнении); 2 — между лесной и лесостепной зонами; 3 — между лесостепной и степной зонами (подзоной разнотравно-типчаково-ковыльных степей); 4 — между подзонами разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степей; 5 — между подзонами типчаково-ковыльных и полинно-злаковых степей.

Для Волыно-Подольского района характерно наличие в лесах петрофильно-степного (кальцефильного) эндемизма, мало соответствующего современным условиям произрастания. Все эндемы, за исключением *Salvia cremenecensi*, — географической расы типа «в», относятся к типу «б», характеризуя различные подрайоны этого флористического района: *Dianthus pseudoserotinus* и *Teucrium praemontanum* (рис. 4, 8) — северный; *Gypsophila thyraica* A. Krasnova! (Краснова, 1971) и *Thalictrum uncinatum* (рис. 4, 9, 10) — южный; *Thymus podolicus* — западный (рис. 4, 11). Большая группа петрофильно-степных эндемов связана с долиной Днестра и особенно характерна для южной и восточной части Подолии: *Poa versicolor*, *Melica simulans* Klok. (Клоков, 1947), *Schiverekia podolica*, *Erysimum andrzejovskianum*, *Lotus ambiguus* Bess. (Клоков, 1953a), *Linum besarabicum*, *Galium tyraicum*, *Jurinea tyraica*, *Carduus tyraicus*, *Tragopogon moldavicus*. Таким образом, район этот флористически сильно дифференцирован.

III. На востоке Украины находится Донецкий флористический район, связанный с Донецким краем; он имеет древние

лесные элементы, хотя и значительно обедненные по сравнению с Волыно-Подольским районом. Здесь есть эндемичные и полуэндемичные расы субнеморального характера типа «б»: *Otites donetzica*, *Gasparrinia donetzica* Dubovik (рис. 3, 17; Дубовик, 1964а), *Delphinium sergii* (рис. 3, 18) — и типа «в», *Aconitum rogoviczii*, *Viola donetzkiensis* Klok. (Клоков, 1974в); вид с таежными связями — *Rosa donetzica* Dubovik (Дубовик, 1966) типа «в», а также дизъюнктивные виды с южными связями (главным образом с Крымом и с Кавказом): *Arum elongatum*, *Trifolium caucasicum*, *Laser trilobum*, *Physospermum danae*, *Lysimachia verticillaris* (рис. 3, 19), *Veronica umbrosa*, *Campanula macrostachya*.

Наряду с лесными видами имеются древние степные эндемичные и полуэндемичные виды типа «б»: *Phlomis stepposa* и *Galium tomentellum*, типа «в» — *Centaurea tanaitica* и типа «г»: *Asperula affrena* и *A. tomentella* Dubovik (Дубовик, 1964а) — палеопонтический ряд *Affrenae*.

Есть и собственный эндемизм петрофильного характера (песчаники, сланцы, известняки), куда относятся географические расы типа «б»: *Cleome donetzica* Tzvel. (рис. 3, 20), *Viola cretacea*, *Scrophularia donetzica* (рис. 2, 18), *Serratula donetzica*. К ним примыкают дизъюнктивные виды: *Atraphaxis frutescens* (Дубовик, Ткаченко, 1967), *Veronica capsellcarpa* Dubovik (рис. 2, 5; Дубовик, 1964а).

Сюда же заходит приазовско-донецкий петрофильный комплекс, например географические расы типа «б» — *Euphorbia cretophila* (рис. 4, 23), и типа «г» — *Hyacinthella pallasiana* (рис. 4, 24), и меловой комплекс, характерный для днепровско-донецкого района, но имеющий на Донбассе собственные эндемы типа «б»: *Chaenorrhinum klokovii* и *Rhinanthus cretaeus*, — и типа «в»: *Syrenia talievi* и *Erysimum krynkense*. Имеются тут и свои дизъюнктивные виды, растущие на мелу: *Eremurus spectabilis*, *Atraphaxis replicata* (Дубовик, Ткаченко, 1967), *Schivereikia mutabilis*, *Onobrychis vassilczenkoi*, *Haplophyllum suaveolens*, *Jurinea brachycephala* (рис. 2, 3). Последний вид в Приазовском и Одесском районах растет на известняках.

В целом, по сравнению с Волыно-Подоліей, Донецкий флористический район характеризуется большей степенью обособленности эндемичных и полуэндемичных рас.

IV. Если Волыно-Подольский флористический район, при сравнении с геоботаническим районированием, лежит в лесной зоне и зоне лесостепи, то Правобережно-Приднепровский флористический район находится в лесостепной и степной зонах. Для этого района характерно обеднение флоры западными лесными элементами. Можно упомянуть *Daphne cneorum* (рис. 4, 7), *Coronilla elegans*, *Lathyrus venetus* (Осичнюк, 1958). С другой стороны, сюда заходят реликтовые дизъюнктивные виды с восточными связями (*Euonymus nana*).

К этому району приурочена западная часть ареалов причерноморско-каспийских видов, замещающих более западные виды: например, опушечный и луговой вид *Euphorbia semivillosa* и степной вид, встречающийся и на опушках, *Thymus marschallianus*. В этом флористическом районе среди плакорностепных видов нет эндемиков. Из ковылей чаще других встречаются *Stipa capillata* и *S. joannis*. Среди эндемичных видов, характерных для нескольких флористических районов, можно назвать *Thymus latifolius* (тип «а»), *Jurinea calcarea* (тип «б») и *J. salicifolia* (тип «г»). Виды юриinei, кроме степных склонов, связаны с песками или с обнажениями коренных пород.

Для Правобережно-Приднепровского района особенно характерно наличие западного гранитного и локального кодымо-савранского псаммофильного комплексов. На гранитных обнажениях Приднепровской возвышенности В. Г. Собко (1972а, б, в) обнаружил 306 видов высших растений, а на кодымо-савранских песках, связанных с реками Кодымой и Савранкой, правобережными притоками Южного Буга — 97 видов высших растений.

Мы уже перечисляли эндемичные расы гранитного комплекса и отмечали, что среди них преобладает тип «в» (рис. 4, 14, 15), а для эндемов кодымо-савранского комплекса характерен тип «б». Это *Thymus ciliatissimus* (рис. 4, 12), *Asperula savranica* (рис. 2, 12), *Jurinea helenae* Sobko, *Centaurea savranica* и *Tragopogon savranicus* (Собко, 1972в). Почти все упомянутые виды являются более древними по отношению к донецко-донским и даже к нижнеднепровским эндемам. Они в настоящее время являются реликтами.

Из Черноморско-Азовского района на кодымо-савранские пески заходит *Helichrysum corymbiformis*, а на пески Кодымы — субсредиземноморские злаки *Cynodon dactylon*, *Tragus racemosus*, *Cleistogenes bulgarica*. Два последних вида встречаются и на гранитах. Нужно отметить, что и для гранитного комплекса здесь характерны субсредиземноморские виды: *Stachys angustifolia*, *Achillea kitaibeliana*, *Scariola viminea*.

V. Л е в о б е р е ж н о - П р и д н е п р о в с к и й р а й о н, по-видимому, менее своеобразен, чем Правобережно-Приднепровский, но он не подвергался специальному флористическому изучению. Среди плакорностепных видов здесь также неизвестно наличие эндемов. Преобладают *Stipa joannis*, *S. stenophylla*, *S. capillata*. Есть свои эндемы и среди псаммофильных видов: *Asperula leiograceolens* (рис. 2, 13; тип «б») и *Thymus czernjaevii* (тип «в»). Так как этот район находится в зоне лесостепи, то для него характерны некоторые специфические лесные виды: *Crataegus klokovii* Ivaschin (Ивашин, 1964; рис. 4, 16), растущий в Донецко-Донском районе. Сюда заходят субсредиземноморские более западные виды *Lunaria rediviva*, *Daphne cneorum* (рис. 4, 7).

VI. Д о н е ц к о - Д о н с к о й ф л о р и с т и ч е с к и й р а й о н характеризуется ярко выраженным псаммофильным и наиболее пышно развитым меловым комплексом с собственными эндемами в каждом, причем меловой комплекс связан с долинами рек Сев. Донца и Дона, а песчаный, кроме того, с долиной Днепра. К днепровско-донецким эндемам псаммофильного комплекса, распространенным от Днепра до Дона, но не переходящим в бассейн Волги, относятся расы типа «б» из псаммофильных рядов и даже секций. Это *Corispermum marschallii*, *Linaria dulcis*, *Asperula graveolens* (рис. 2, 14), *Jurinea charcoviensis*, *J. thyrsoflora*, *Senecio borysthenicus*. Последний вид относится к типу «в». Есть и дизъюнктивные виды, заходящие в бассейн Волги: *Dianthus squarrosus* (тип «б»), *Achillea micrantha* (тип «в»).

На Донце растут также более восточные донецко-донские эндемы, не заходящие на западе в долину Днепра, типа «б». Это, во-первых, три василька: *Centaurea majorovii*, *C. proto-gerberi* и *C. donetzica* (рис. 3, 12, 13), а также *Jurinea centauroides* и *J. tanaitica*, *Tragopogon tanaiticus* и *T. donetzicus*. Нужно отметить, что *Jurinea centauroides* и *Tragopogon donetzicus* связаны с палеогеновыми песками.

Что касается эндемичных рас мелового гиссопового комплекса, то их в 2 раза больше, чем псаммофильных (около трех десятков видов), и их обособленность в несколько раз выше, чем рас псаммофильного василькового комплекса. Есть расы типа «а», «б», «в» и «г». Меловые растения в основном травянистые многолетники и полукустарники: *Astragalus cretophilus* (Клоков, 1961; тип «а»), *Scrophularia cretacea* (тип «в») и *Hyssopus cretaceus* (тип «г»; рис. 2, 15, 16, 17). Здесь же растут специфические меловые злаки типа «в»: *Festuca cretacea*, *Koeleria talievii*, *K. theodoriana* (Klok. ex Tzvel.) Klok. (= *K. sclerophylla* ssp. *theodoriana* Klok. in litt. ex Tzvel. 1970, Nov. syst. plant. vasc.).

Донецко-Донской, в настоящее время в основном степной район, несет черты древней лесостепи. Наряду с плакорностепными эндемами — *Poa erythropoda* Klok. (Клоков, 1950), *Lotus olgae* Klok. (рис. 2, 19; Клоков, 1961) и *Astragalus olgianus* Krytzjka (Крицька, 1974а), связанными с понижениями, здесь известны дизъюнктивные виды со средиземноморскими связями: *Lathyrus nissolia* и *Onobrychis radiata* с дизъюнктивными видами субнеморального комплекса, связанных главным образом с Кавказом: *Ve-*



*tula litvinovii* Doluch. (Заверуха, 1964), *Ornithogalum fimbriatum*, *Coronilla elegans*, *Lathyrus venetus*, *Astragalus glycyphylloides* (Шеляг-Сосонко, 1972), *Vicia ervilia* (Дубовик, 1960), *Laser trilobum*, *Cephalaria litvinovii*.

В отличие от соседнего более южного Донецкого района, здесь нет местных эндемиков субнеморального комплекса, а есть эндемичные виды, которые распространены в нескольких флористических районах: *Crataegus klokovii* Ivaschin (рис. 4, 16), *Viola suavis*, *Tulipa quercetorum*. Сходный ареал у луговостепного эндема *Tragopogon leiorhynchus*. Эти виды, за исключением боярышника, не заходят в более северный Левобережно-Приднепровский район.

VII. Одесский флористический район характеризуется прежде всего петрофильным, связанным с известняками эндемизмом, в общем более прогрессивным, чем реликтовым, и представленным не только отдельными видами, но и целыми видовыми группами. Здесь встречаются западные представители более или менее широко распространенных степных рецентных групп в основном типа «б», перечисленные нами выше, реже «в» и «а». Есть отдельные представители типов «г» и «д». Примеры: *Salvia moldavica*, *Tulipa hypanica*, *Astragalus odessanus* Bess. (Клоков, 1953б, рис. 2, 1) и *A. hypanicus* Krytzjka (Крицька, 1974) — расы типа «а»; *Astragalus pseudoglaucus* Klok. (Клоков, 1953б) и *Jurinea brachycephala* (рис. 2, 2, 3) — расы типа «б»; *Arenaria cephalotes*, *Gypsophila dichotoma*, *Goniolimon besserianum*, *Onosma macrochaetum*, *Centaurea besseriana* и *C. stereophylla* — расы типа «в».

Одесский район дифференцирован на несколько подрайонов: западный (от Дуная до Ю. Буга), северо-западный (бассейн р. Ягорлык, левого притока Днестра) и восточный (между Ю. Бугом и Днестром). Самый молодой — западный подрайон, старше его северо-западный с расами типа «в»: *Koeleria moldavica* Alexeenko, *Genista tetragona* (рис. 2, 4), *Seseli peucedanifolia*, имеющими приазовско-крымско-кавказские связи. Самый древний — восточный подрайон, где наряду с расами типа «б»: *Acinos subcrispus*, *Asperula hypanica* и *Veronica capsellcarpa* Dubovik (рис. 2, 5), представлены расы типов «г» — *Cytisus scrobiczevskii* и «д» — *Cymbocasma borysthena* (рис. 2, 6, 7).

Нужно упомянуть еще о полуэндемичных кустарниках — живых свидетелях лесной, ныне почти исчезнувшей растительности — *Rosa heteroacantha* (тип «а»), *Prunus moldavica* и *Euonymus odessanus* Klok. (Клоков, 1959, тип «б»). Флору одесского района в настоящее время изучает Л. И. Крицкая.

VIII. Нижнеднепровский флористический район занимает территорию древней дельты Днестра и Южного Буга, на востоке до р. Молочной (включая и долину ее). Отличается значительным разнообразием и сильно дифференцирован. Его исключительной принадлежностью оказывается глубоко реликтовый васильковый псаммофильный комплекс, известный в нескольких локальных вариантах и заходящий на литораль. Для него характерны географические расы типа «б», распространенные по всему району и в основном относящиеся к псаммофильным рядам: *Koeleria borysthena* Klok., *Agropyron dasyanthum*, *Corispermum stenopteron* Klok. (Клоков, 1960а), *Tragopogon borysthensis*, реже к ним не относящиеся: *Onobrychis borysthensis*, *Onosma borysthensis*, *Galium borysthensis*.

Кроме того, в псаммофильный комплекс входит несколько видов типа «в»: *Goniolimon desertorum* и *Thymus borysthensis*, а также типа «г»: *Goniolimon graminifolium*, *Artemisia arenaria* и эндемичный вид березы *Betula borysthensis* (рис. 3, 4), представитель остаточных лесков по понижениям, в состав которых в недалеком прошлом входила и сосна.

Три локальных варианта этого комплекса представлены в основном васильками и юринейми, относящимися к расам типа «б». Первый вариант сосредоточен в низовьях Ю. Буга, где растут васильки из ряда *Margaritaceae*: *Centaurea proto-margaritacea*, *C. margaritacea* и *C. margarita-alba* (рис. 3, 5—7). Вместе с ними встречаются *Onobrychis paczoskiana* Крыт-

zjka (= *O. longiaculeata* auct.) (Крицька, 1974б), *Tragopogon dolichocarpus*, близкий к *Tragopogon borysthenicus*, *Jurinea paczoskiana* (здесь часть ее ареала, вторая часть приурочена ко второму варианту, который находится на Днестре в северной половине района). Здесь есть свои васильки ряда *Appendicatae*: *C. konkai* и *C. appendicata* (рис. 3, 8, 9). Третий локальный вариант приурочен к устью Днестра. Он характеризуется васильками ряда *Gerberianae*: *C. breviceps*, *C. paczoskii* (рис. 3, 10, 11). Тут же растет *Jurinea laxa*, близкая к *J. paczoskiana*, а также *Cerastium schmalhauseni* — раса типа «а».

Для восточной части района характерен плакорностепной или отчасти лугостепной (полевой) эндемизм, представленный главным образом расами типа «б»: *Elytrigia pseudocaesia* (рис. 3, 14), *Gagea novoascanica* Klok. (Клоков, 1974б), *Allium scythicum*, *Polygonum scythicum*, *Astragalus concavus*, *Lythrum sophiae* (заходит в низовья Дона), *Phlomis scythica* (рис. 3, 15); очень редки расы типа «а» — *Tulipa scythica* и «в» — своеобразный асканийский желтоцветный тысячелистник *Achillea micranthoides* (рис. 3, 16) и характерный для подового района представитель олиготипного рода — восточнопричерноморско-каспийский эндем *Phalacrachena inuloides*.

IX. Приазовский флористический район обладает собственными гранитным и сублиторальным комплексами. В гранитном комплексе наиболее интересен групповой эндемизм в роде *Thymus*: *Th. kalmiussicus* — самый древний, густо опушенный, древний элемент «б», *Th. graniticus* и *Th. pseudograniticus* — тип «б» (рис. 4, 17—19). К расам типа «б» также относятся *Agrostis granitcola* Klok., *Otites maeotica*, *Lythrum hybridum* (рис. 4, 20) и *Jurinea granitica*. Остальные типы географических рас представлены одним-двумя видами: *Tulipa granitcola* (тип «а»), *Dianthus maeoticus* и *Erodium beketovii* (тип «в»), *Achillea glaberrima* (тип «г»), рис. 4, 21), *Centaurea pseudoleucolepis* (тип «д», рис. 4, 22).

Кальцефильный приазовско-донецкий комплекс нами уже был рассмотрен (рис. 4, 23, 24). Упомянем здесь только два узких приазовских эндема: *Artemisia argentata* (тип «а») и *Cytisus kreczetoviczii* (тип «б»).

О географических расах типа «д» сублиторального комплекса из рода *Gagea*: *G. maeotica* и *G. artemczukii* (рис. 4, 25, 26) мы уже упоминали. Кроме них, здесь еще есть эндемы типа «в»: *Ornithogalum melancholicum* Klok. ex A. Krasnova (Краснова, 1970; рис. 4, 28), *Otites dolichocarpa* (рис. 4, 29), *Papaver maeoticum* и типа «б»: *Zerna heterophylla* Klok., *Gagea tesquicola* A. Krasnova (Краснова, 1972; рис. 4, 27).

X. Черноморско-азовский литоральный район. Флора этого района охватывает литоральную полосу черноморского и азовского побережья и носит галофитно-псаммофильный характер, обнаруживает собственный и достаточно яркий эндемизм, туранские и средиземноморские связи. Эндемичные виды входят в состав трех соподчиненных флористических комплексов, а именно, галофитно-псаммофильного: *Leymus sabulosus*, *Asparagus pallasii*, *Corispermum ucrainicum*, *Crambe pontica* Stev. (рис. 2, 9), *Cakile euxina* Pobed., *Seseli tauricum* Link (*S. tenderiense* Kotov), *Heliotropium litorale* — расы типа «б», *Polygonum janatae*, *Astrodaucus littoralis* — расы типа «в»; песчаного: *Agropyron cimmericum*, *Minuartia birjuczensis*, *Astragalus borysthenicus*, *Asperula setulosa* (рис. 2, 11), *Helichrysum corymbiformis*, *Achillea birjuczensis*, *Centaurea odessana* (рис. 2, 10) — расы типа «б», *Papaver laevigatum* (тип «в»); лугово-песчаного: *Apera maritima* Klok. и *Agrostis sabulicola* Klok. — расы типа «б», *Achillea euxina* (типа «а»).

Сублиторальный комплекс, отчетливо выраженный на Сивашах, моложе сублиторального комплекса Приазовья. Он представлен в основном расами типа «б»: *Cerastium syvaschicum* (рис. 2, 8), *Scleranthus syvaschicus*, *Silene syvaschica*, *Papaver tumidulum*, реже расами типа «а» — *Arenaria zozii* и «в» — *Goniolimon orae-syvashicae*.

На территорию Украины заходят также отроги более западных флористических районов — паннонского (среднедунайского) лесостепного

на Закарпатской равнине и нижнедунайского степного — с расами типа «б».

XI. Паннонско-среднедунайский лесостепной район в Закарпатье в основном представлен субнеморальными видами: *Achillea distans*, приводимой в нашей флоре под названием *A. asplenifolia*, *Galium pseudoaristatum* Schur (Дубовик, 1972), *Euphorbia lingulata* Heuff. и *Eu. villosa* f. *glabrescens* (Дубовик, Крицька, Мороз, 1973), карликовыми шиповниками — *Rosa crenatula* и *R. minimalis*; реже степными: *Thymus bulgaricus*, *Veronica jacquinii* Baumg. (Дубовик, 1964a) — и петрофильными — *Seseli osseum* Savul. et Rayss. Этот район специальному изучению нами не подвергался.

XII. Нижнедунайский степной район на территории Украины представлен в основном песчаными видами: *Dianthus bessarabicus*; *Melilotus arenarius* Gtes., *Rumex halacsyi* (Клоков, 1967); *Lythrum melanospermum*, *Limonium danubiale*; реже степными: *Minuartia bilykiana*, *Achillea coarctata* — и лесными: *Fraxinus pallisae*, а также видами, связанными с плавнями Дуная, например дизъюнктивным среднеевропейским видом *Leucanthemella serotina*.

### Некоторые выводы, касающиеся истории флоры

Основные черты современной флористической дифференциации на территории Украины, несомненно, являются древними. Наличие большого количества эндемичных групп на юге при постепенном обеднении их к северу, но с некоторым обогащением в Южном Полесье, свидетельствует о древности развития флоры на нашей территории. Например, границу между Одесским, Волыно-Подольским и Правобережно-Приднепровским флористическими районами можно связать с северным побережьем Понтического моря, о чем свидетельствуют реликтовые ягорлыцкий петрофильный и кодымо-савранский псаммофильный комплексы, в какой-то степени параллельные современным флористическим комплексам Одесского и Нижнеднепровского районов. Граница между Нижнеднепровским и Приазовским районами идет по р. Молочной — бывшей долине пра-Днепра. Указанные нами глубокие различия между западными (правобережными) и восточными (левобережными) флористическими районами в пределах одной зоны тоже можно объяснить только исторически.

Если истоки современной украинской флоры берут начало в миоцене, с чем согласно большинство авторов, и если непрерывность ее развития с того времени может считаться доказанной, то дальнейшие судьбы и перипетии этого развития отнюдь еще не выяснены. Необходимой предпосылкой к их выяснению должна стать флорогенетическая районизация территории.

### ЛИТЕРАТУРА

- Барбарич А. И. (1962). Рододендрон жовтий — релікт третинної флори на Українському Поліссі. Укр. бот. ж., 19, 2. — Б і л и к Г. І. (1973). Схематична карта Лісостепу і Степу УРСР. В сб.: Рослинність УРСР. Степи, кам "яністі відслонення, піски. — Б у х а л о М. А. (1964). Флора и растительность Гологор. Автореф. канд. дисс. — В и з н а ч н и к р о с л и н У к р а ї н и. (1965). Під ред. Д. К. Зерова. — Д у б о в и к О. М. (1960). Цікаві та рідкісні рослини, зібрані в заповіднику Стрілецький степ, Луганської області, і на суміжних з ним територіях. Укр. бот. ж., 17, 6. — Д у б о в и к О. М. (1963). Нарис флори Донецького Лісостепу. I. Загальна характеристика флори і диз"юнкції ареалів рослин. Укр. бот. ж., 20, 6. — Д у б о в и к О. М. (1964a). Нові види рослин з Донецького Лісостепу. Укр. бот. ж., 21, 2. — Д у б о в и к О. М. (1964b). Нарис флори Донецького Лісостепу. II. Ендемічні і заміщуючі види. Укр. бот. ж., 21, 4. — Д у б о в и к О. Н. (1965). Основные черты развития флоры Донецкой Лесостепи. В сб.: Природная обстановка и фауны прошлого, 2. — Д у б о в и к О. Н. (1966). Новые виды рода *Rosa* L. флоры Донецкого края и Северного Приазовья. Нов. сист. выпш. раст. — Д у б о в и к О. М. (1972). Нові відомості про види підмаренника (*Galium* L.) у флорі Українських Карпат. Укр. бот. ж., 29, 1. — Д у б о в и к О. Н., М. В. К л о к о в, А. Н. К р а с н о в а. (1973). Флористические, историко-географические районы степной и лесостепной Украины. Тезисы докладов V Делегатского съезда ВБО. — Д у

бовик О. М., Л. І. Крицька, І. І. Мороз. (1973). Нові відомості про види роду молочай (*Euphorbia* L.) у флорі України. Укр. бот. ж., 30, 1. — Дубовик О. М., В. С. Ткаченко. (1967). Деякі нові та рідкісні рослини південно-східної України. Укр. бот. ж., 24, 3. — Заверуха Б. В. (1960). Кременецькі гори як пам'ятка природи. В сб.: Мат. про охорону природи на Україні. — Заверуха Б. В. (1962). Нові види рослин з околиць м. Кременця. Укр. бот. ж., 19, 5. — Заверуха Б. В. (1964). Нові та рідкісні види безз Україниської флори. Укр. бот. ж., 21, 5. — Заверуха Б. В. (1965а). Нові дані про поширення деяких волино-подільських ендемів. Укр. бот. ж., 22, 6. — Заверуха Б. В. (1965б). К истории развития флоры Южной Волыни. В сб.: Природная обстановка и фауны прошлого, 2. — Івашин Д. С. (1964). Новий вид глоду з Лівобережжя України. Укр. бот. ж., 21, 6. — Клоков В. М. (1967). Матеріали до флори радянської ділянки долини Дунаю. Укр. бот. ж., 24, 1. — Клоков М. В. (1947). До систематики перлівків української флори (*Melica* L.). Бот. ж. АН УРСР, 4, 1. — Клоков М. В. (1948). Чорноморська жовта люцерна. Бот. ж. АН УРСР, 5, 2. — Клоков М. В. (1950). Новые украинские злаки. Бот. мат. (Ленинград), 12. — Клоков М. В. (1953а). Заметка о некоторых критических видах лядвенца. Бот. мат. (Ленинград), 15. — Клоков М. В. (1953б). О некоторых украинских астрагалах. Бот. мат. (Ленинград), 15. — Клоков М. В. (1959). О берескете европейском флоры СССР. Бот. мат. (Ленинград), 19. — Клоков М. В. (1960а). О днепровских и некоторых других видах рода *Corispermum* L. Бот. мат. (Ленинград), 20. — Клоков М. В. (1960б). Критичне вивчення вищих рослин флори Української РСР та його методологічні основи. Укр. бот. ж., 17, 5. — Клоков М. В. (1961). Новые украинские мотыльковые. Бот. мат. (Ленинград), 21. — Клоков М. В. (1963). Основные этапы развития равнинной флоры европейской части СССР. В сб.: Матер. по истор. флоры и растит. СССР, 4. — Клоков М. В. (1967). Рациональные основы биологической таксономии. В сб.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л. — Клоков М. В. (1973). Расообразование в роде тимьянов *Thymus* L. на территории Советского Союза. — Клоков М. В. (1974а). Географическая раса как историческое явление. В сб.: Природная обстановка и фауны прошлого, 8. — Клоков М. В. (1974б). Современное состояние изучения украинских гвоздичных. Нов. сист. высш. и низш. раст., Киев. — Клоков М. В. (1974в). Некоторые виды, упоминаемые в литературе, но до сих пор не описанные. Нов. сист. высш. и низш. раст., Киев. — Клоков М. В. (1975). О верониках колосистых. Нов. сист. высш. и низш. раст., Киев. — Клоков М. В., В. В. Осиичнюк. (1975). Ковыли Украины. Нов. сист. высш. и низш. раст., Киев. — Кондратюк Е. М. (1960). Дикорастущі хвойні України. — Краснова А. М. (1970). Що являє собою *Ornithogalum melancholicum* Klokov. помен provisogum. Укр. бот. ж., 27, 5. — Краснова А. М. (1971). Нові види ліщиць з України та Жигулів. Укр. бот. ж., 28, 1. — Краснова А. М. (1972). Приазовські види роду *Gagea* Salisb. Укр. бот. ж., 29, 2. — Крицька Л. І. (1974а). Нові види астрагалу на Україні, близькі до *Astragalus macropus* Bunge. Укр. бот. ж., 31, 4. — Крицька Л. І. (1974б). Нотатка про піскові види еспарцету (*Onobrychis* Mill.) флори України. Укр. бот. ж., 31, 5. — Куковця Г. С. (1970). Рідкісні, ендемічні та реліктові види Подільського Придністров'я. Матер. конф. молодих вчених з проблеми «Охорона природи та рац. викор. природ. ресурсів УРСР». — Куковця Г. С. (1973). Степова рослинність Дністровського каньйону та Товтрового кряжу на Поділлі та її флористичні особливості. Укр. бот. ж., 30, 2. — Мороз І. І. (1970). Рідкісні рослини Товтрового кряжа Поділля та їх охорона. Матер. конф. молодих вчених з проблеми «Охорона природи та рац. викор. природ. ресурсів УРСР». — Морозюк С. С. (1971). Екологічний та географічний аналіз флори крейдяних відслонень басейну р. Сіверський Донець. Укр. бот. ж., 28, 2. — Мринський О. П. (1969). Географічний аналіз флори Лівобережного Лісостепу УРСР. Укр. бот. ж., 26, 2. — Мринський О. П. (1970). Релікти Сумщини. Матер. конф. молодих вчених з проблеми «Охорона природи та рац. викор. природ. ресурсів УРСР». — Омельчук Т. Я. (1962а). Нові види роду цибуля (*Allium* L.) у флорі України. Укр. бот. ж., 19, 2. — Омельчук Т. Я. (1962б). Систематичний склад цибуль України (рід *Allium* L.). Укр. бот. ж., 19, 3. — Омельчук Т. Я. (1962в). Види роду цибуля (*Allium* L.) флори України, їх поширення та флорогенетичні зв'язки. Укр. бот. ж., 19, 4. — Осиичнюк В. В. (1958). Реліктові елементи флори Середнього Побужжя. Вісн. Київ. унів., 1, серія біології, 2. — Осиичнюк В. В. (1960). Флористичні особливості Середнього Побужжя в зв'язку з ботаніко-географічним районуванням УРСР. Укр. бот. ж., 17, 3. — Протопопова В. В., О. П. Мринський. (1972). Нові та рідкісні рослини нижнього Придніпров'я. Укр. бот. ж., 29, 3. — Смык Г. К. (1965). О реликтовых растениях Овручско-Словечанского кряжа. В сб.: Природная обстановка и фауны прошлого, 2. — Смык Г. К. (1970). Реліктові й рідкісні рослини флори Овручско-Словечанського кряжа та їх охорона. Матер. конф. молодих вчених з проблеми «Охорона природи та рац. викор. природ. ресурсів УРСР». — Смык Г. К. (1974). Особливості поширення рододендрона жовтого *Rhododendron luteum* Sweet на Словечансько-Овручському кряжі. Укр. бот. ж., 31, 2. — Собко В. Г. (1970). Рідкісні рослини гранітних відслонень Придніпровської височини та їх охорона. Матер. конф. молодих вчених з проблеми «Охорона природи та рац. викор. природ. ресурсів УРСР». — Собко В. Г. (1971). Два нових види з родини *Liliaceae*. Укр. бот. ж., 28, 4. — Собко В. Г. (1972а). Флора і рослинність гранітних відслонень Придніпровської височини. Укр. бот. ж., 29, 3. — Собко В. Г. (1972б). Ендемічні та реліктові

елементи флори гранітних відслонень Придніпровської височини. Укр. бот. ж., 29, 5. — С о б к о В. Г. (1972в). Флора і рослинність кодимо-савранських пісків. Укр. бот. ж., 29, 6. — С о б к о В. Г. (1973). Новий вид вишні (*Cerasus klokovii* Sobko sp. nov.) з гранітних відслонень Південного Бугу. Укр. бот. ж., 30, 5. — С о б к о В. Г. (1974). Зірочки зернясті (*Gagea granulosa* Turcz.) на Україні. Укр. бот. ж., 31, 1. — Ф л о р а СССР. (1934—1964). 1—30. — Ф л о р а УРСР. (1936—1965). 1—12. — Ш е л я г-С о с о н к о Ю. Р. (1972). Про нове місцезнаходження астрагалу солодколистого (*Astragalus glycyphylloides* DC.) на південних відрогах Середньоруської височини. Укр. бот. ж., 29, 6.

Институт ботаники  
им. Н. Г. Холодного  
Академии наук УССР,  
Киев.

Получено 17 XII 1973.

---

## S U M M A R Y

Dwelling on the study of floristic complexes in conditions of Ukrainian steppe and forest-steppe, 10 floristic historico-geographical regions have been distinguished. Endemic geographical races, which characterize these regions, have been evaluated by the degree of proximity. This gave the possibility to stress each region's specificity, reflecting geological history and paleogeography of the steppe and forest-steppe plain Ukraine.

---

УДК 532 : 001.4 : 582.893

М. Г. Пименов, Л. И. Сдобнина

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *SESELI* L. I. РЕВИЗИЯ РОДА  
*LIBANOTIS* HILL (*UMBELLIFERAE*)M. G. PIMENOV, L. I. SDOBNINA. ON THE TAXONOMY  
OF THE GENUS *SESELI* L. I. REVISION OF THE GENUS *LIBANOTIS* HILL  
(*UMBELLIFERAE*)

Род *Libanotis* Hill имел сложную таксономическую и номенклатурную историю. Его объем и положение в системе неоднократно пересматривались. Проведенное сравнение строения плодов и черешков типового вида этого рода и типового вида близкого к нему рода *Seseli* показывает их полное сходство во всех существенных деталях. Выявленные различия оказались недостаточными для установления *Libanotis* как самостоятельного рода.

С целью выяснения места видов *Libanotis* в пределах рода *Seseli* проведено количественно-систематическое исследование, в основу которого положено распределение 48 признаков у 21 вида флоры СССР, когда-либо относившихся к роду *Libanotis*, а также 19 видов *Seseli*, никогда к роду *Libanotis* не относившихся и представляющих важнейшие подразделения *Seseli*, встречающиеся на территории нашей страны.

На основании коэффициентов сходства построена фенограмма таксономических отношений внутри рода. Установлено, что названия *Libanotis* может быть применено лишь для небольшой группы видов, которой целесообразно придать ранг секции рода *Seseli*. Приводится конспект видов *Seseli*, относящихся к 3 секциям; список исключенных и перенесенных видов; 12 новых комбинаций; диагноз одного нового вида; новое название одного вида.

Одним из критических вопросов систематики полиморфного рода *Seseli* L. (*Umbelliferae*) является отношение к этому таксону рода *Libanotis* Hill. *Libanotis* имел сложную таксономическую и номенклатурную историю. Название *Libanotis*, как подчеркивает С. Г. Таманшян (Taman-schan, 1960), имело определенное распространение в долинныевской систематике растений (Rivinus, 1699; Ruppius, 1726; Haller, 1742). Однако К. Линней (Linnaeus, 1753) не принял этого названия и виды, относившиеся к *Libanotis* ранее, а также и в позднейшей ботанической литературе, поместил в род *Athamanta* L. (*A. libanotis* L., *A. sibirica* L., *A. condensata* L.). Род *Seseli* в «Species plantarum» принят, а поэтому это название имеет несомненный приоритет перед *Libanotis* при объединении этих двух родов. В настоящее время (Dandy, 1967; Stearn, 1967) приоритет в описании рода *Libanotis* отдается Дж. Хиллу (Hill, 1756).

В дальнейшем в трактовке таксономического ранга *Libanotis* у систематиков были значительные расхождения. Одни из них принимали его в ранге отдельного рода (Zinn, 1757; Allioni, 1757, 1785; Crantz, 1767a, 1767b; Scopoli, 1772; Decandolle, 1830; Endlicher, 1839; Turczaninow, 1844; Ledebour, 1844; Ruprecht, 1860; Шишкин, 1950; Kitagawa, 1960), другие включали его в состав рода *Seseli*, выделяя как особый внутривидовой таксон — сначала неопределенного ранга (Koch, 1824; Bluff, Fingerhuth, 1825; Reichenbach, 1828), затем в ранге секции (Grenier, Godron, 1848; Boissier, 1872; Calestani, 1905) или подрода (Drude, 1898; Ball, 1968). Некоторые систематики вообще не выделяли *Libanotis* как особый таксон в пределах рода *Seseli* (Bentham, Hooker, 1872; Козо-Полянский, 1915; Thellung, 1926; Hiroe, 1958).

В тех случаях, когда *Libanotis* выделялся в качестве отдельного таксона, названные исследователи определяли очень неодинаково его диагностические признаки, но чаще всего различия *Seseli* и *Libanotis* сводились к таким несущественным особенностям, как характер конечных долей листа — узкие, часто щетиновидные у *Seseli*, широкие, плоские у *Libanotis*. Друде (Drude, 1898), обрабатывая зонтичные в капитальном издании Энглера и Прантля «Die Natürlichen Pflanzenfamilien», выделил *Libanotis* в качестве подрода *Seseli* и привел следующие основные отличия: зубцы чашечки шиловидной формы, позже опадающие; плоды вышуклые,

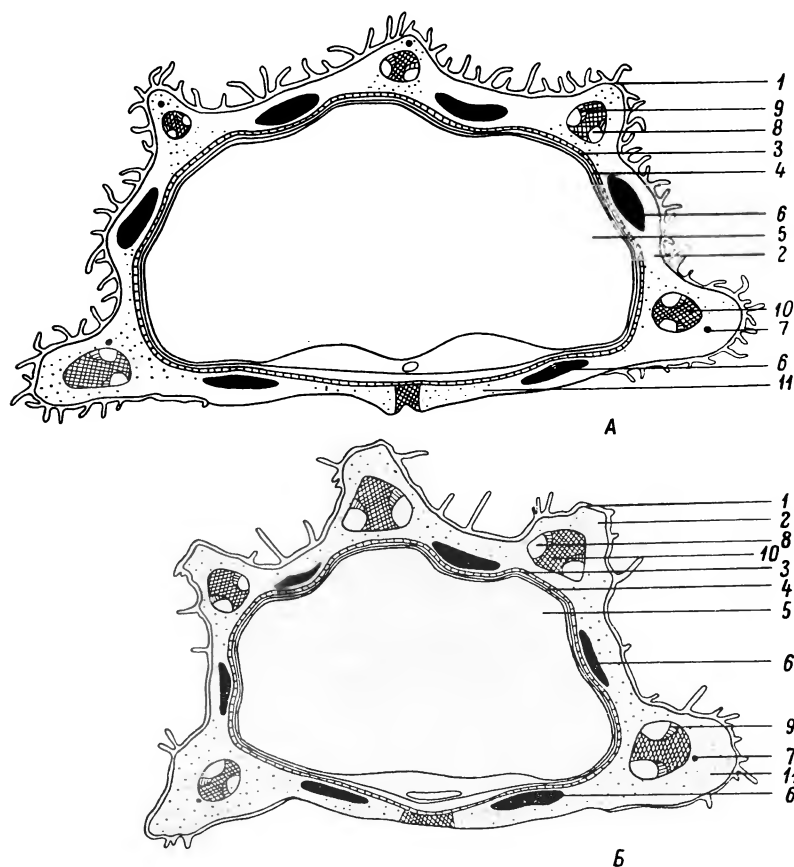


Рис. 1. Схемы поперечных срезов мерикарпиев *Seseli libanotis* (А) и *S. tortuosum* (В).

1 — экзокарпий, 2 — мезокарпий, 3 — эндокарпий, 4 — оболочка семени (эпитема), 5 — эндосперм, 6 — ложбиночные и комиссуральные секреторные каналы, 7 — реберные секреторные каналы, 8 — ксилема проводящего пучка, 9 — флоэма проводящего пучка, 10 — склеренхима, 11 — клетки с сетчатым утолщением оболочек.

слабоопушенные; мерикарпии с одним ложбиночным каналцем; обертка многолистная; куст с олиственным стеблем, прикорневые листья широкие, многократно-перисторассеченные. Он указал, что основное отличие видов *Seseli* состоит в том, что у них над прикорневой розеткой листьев имеются слабоолиственные цветочные стебли. Однако он оговаривается, что имеются виды с высоким и хорошо олиственным стеблем, например *Seseli gummi-ferum*. Друде подчеркивает, что присутствию или отсутствию обертки не следует придавать большого значения.

Б. К. Шишкин (1950) во «Флоре СССР» приводит сходные диагностические признаки *Libanotis*: зубцы чашечки длинно-шиловидные, при плодах опадающие, обертка многолистная; листочки оберточки всегда свободные; плоды почти всегда опушенные.

Сравнительно недавно Е. П. Коровин (1959, 1963), обрабатывая зонтичные ряда республик Средней Азии, последовательно перенес в род

*Libanotis* ряд видов *Seseli*; при этом основным критерием установления принадлежности видов к родам *Libanotis* или *Seseli* он считал характер зубцов чашечки. Очевидно, что если бы ему пришлось обрабатывать *Seseli* Кавказа и других районов, он вынужден был бы перенести в род *Libanotis* еще немало видов с хорошо сохраняющимися зубцами чашечки, и среди них типовой вид *Seseli* — *S. tortuosum*. Ясно, что этот признак не может быть использован для разграничения *Seseli* и *Libanotis*.

Поэтому для различия этих таксонов необходимо искать другие критерии, и в первую очередь среди тех признаков, которые справедливо считаются ведущими в систематике зонтичных. Следовательно, решающее значение в вопросе о родовой самостоятельности *Libanotis* имеет сравнение строения плодов типового вида этого рода — *L. montana* Crantz и типового вида рода *Seseli* — *S. tortuosum* L. Такое сравнение (рис. 1) показывает их полное сходство во всех существенных деталях. Мерикарпии *L. montana* и *S. tortuosum* округлой формы, слегка сжатые со спинки,

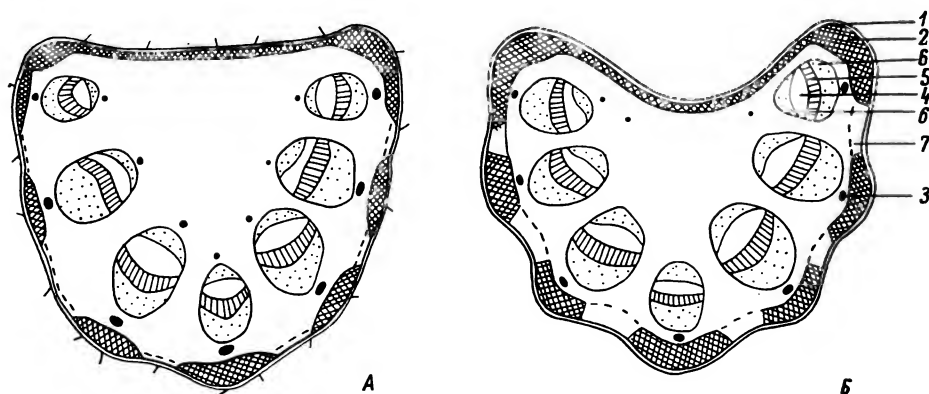


Рис. 2. Схемы поперечных срезов черешков *Seseli libanotis* (А) и *S. tortuosum* (В).

1 — эпидермис, 2 — колленхима, 3 — секреторные каналцы, 4 — ксилема проводящего пучка.  
5 — флоэма проводящего пучка, 6 — склеренхима, 7 — хлоренхима.

плоские или слегка вогнутые с комиссуральной стороны. Спинные ребра хорошо заметны, краевые — несколько более широкие. Плоды опушенные. Экзокарпий крупноклеточный. В мезокарпии плода имеются клетки со щелевидной пористостью стенок. Ложбинчатые секреторные каналцы обычно одиночные, довольно крупные; на комиссуральной стороне — два каналца. Иногда встречаются экстрафасцикулярные каналцы. Эндокарпий плотно соединен с семенной оболочкой. Эндосперм слегка сжатый со спинки и вогнутый на комиссуральной стороне.

Значительное сходство в строении плодов подкрепляется еще и тем, что в строении черешков эти виды также не имеют значительных различий. Черешки *L. montana* и *S. tortuosum* (рис. 2) на поперечном сечении плотные, с выемкой на адаксиальной стороне, слегка ребристые, с колонками колленхимы и сопровождающими их секреторными каналцами. Проводящие пучки расположены по периферии с абаксиальной стороны, коллатеральные с участками склеренхимы.

Оба рода сходны и в химическом отношении. Для них характерно наличие ряда производных кумарина, особенно дигидропиранокумаринов (аномалина, птериксина, суксдорфина и др.).

Если мы сравним *L. montana* и *S. tortuosum* по остальным признакам, то можно констатировать различия лишь в характере ветвления стебля, степени развития ребер в нижней его части, опушенности стеблей и черешков, наличии или отсутствии листочков обертки, характере листочков оберточек и конечных долей пластинки листа, развитии секреторных вместилищ в стеблекорне.



Эти различия явно недостаточны для установления *Libanotis* как самостоятельного рода. Мы присоединяемся к тем систематикам, которые трактовали *Libanotis* в составе рода *Seseli*.

Для установления места видов *Libanotis* в пределах рода *Seseli* мы провели количественно-систематическое исследование, в основу которого положили распределение 48 признаков у 21 вида флоры СССР, когда-либо относимых к роду *Libanotis*, а также 19 видов *Seseli*, никогда к роду *Libanotis* не относившихся и представляющих важнейшие подразделения *Seseli*, встречающиеся на территории нашей страны. Всего нами сравнивались признаки 40 видов и видовых групп. Обработка материала проводилась по тому же алгоритму, который был ранее использован при анализе таксономических отношений в роде *Angelica* L. (Пименов, 1968). Мы внесли лишь небольшие изменения, в основном касающиеся оценки значимости признаков. По нашему мнению, подлинная оценка значимости признаков определяется тем, насколько распределение каждого из них соответствует распределению таксонов, которое выявляется в процессе систематической группировки. Эта мысль хорошо выражена Э. Майром (1971 : 145): «Полезность признака зависит от его информационного содержания, т. е. от его корреляции с естественным группированием таксонов, обусловленным эволюцией». Сложнее вопрос о предварительной оценке признаков. Имеется несколько различных способов взвешивания на основе распределения признаков в пределах таксона. Однако эти способы ведут либо к завышенной оценке редких состояний признаков (Смирнов, 1969), что происходит, в частности, при стандартизации признаков, применяемой Сокэлом и Снитом (Sokal, Sneath, 1963), либо к завышенной оценке признаков, равно распределенных в пределах таксона. Это противоречит обычной практике систематики, так как при сравнении двух видов их различие, при прочих равных условиях, по любому признаку, часто встречающемуся или очень редкому, вполне равнозначно. С другой стороны, такая оценка изменяется при изменении объема таксона, в пределах которого проводится сравнение. Таким образом, сходство двух видов А и В при одной и той же совокупности признаков, по которым проводится сравнение, выражается разными величинами, если, например, мы будем сравнивать их в пределах одного рода, с одной стороны, и семейства, с другой. Может изменяться относительное распределение видов рода по величине сходства между ними. Между тем представляется логичным, чтобы такое изменение могло происходить лишь при изменении (например, при расширении) круга признаков, лежащих в основе классификации. Учитывая, что оценки признаков с учетом корреляции между ними требуют при использовании около 50 признаков весьма большого объема вычислений, и что такие оценки сходства в какой-то мере компенсируются привлечением для анализа значительного числа признаков, мы остановились на простом способе кодирования признаков и вычисления сходства таксонов.

Альтернативные состояния признаков кодировались как «1» и «0», причем выбор «1» или «0» был совершенно произволен. Для сравнения таксонов у них определялось состояние 48 признаков. В некоторых случаях число признаков, по которым проводилось сравнение тех или иных видов, было несколько меньшим 48, так как не все состояния признаков у некоторых видов могли быть изучены. Среди признаков, использованных в этой работе, значительное внимание уделено строению плода, цветка, черешка, подземных органов, стебля видов *Seseli*, а также содержанию в них кумаринов — наиболее изученных химических компонентов. Перечень признаков дан в табл. 1; их распределение у изученных таксонов показано в табл. 2.

Сходство таксонов определялось попарно по формуле:

$$t_{jk} = \frac{M}{N},$$

ТАБЛИЦА 1

Признаки, использованные для систематического анализа видов рода *Seseli* L. (два альтернативных состояния признака)

Состояние «1»	Состояние «0»
<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Плоды опушенные</li> <li>2. Ложбиночные и комиссуральные каналцы одиночные, иногда 1—2</li> <li>3. На спинной стороне плода каналцы расположены не только в ложбинках, но и под пучками ребер</li> <li>4. Реберные секреторные каналцы имеются</li> <li>5. Клетки мезокарпа в ребрах слегка одревесневшие, со щелевидной пористостью оболочек</li> <li>6. Спинные ребра слабо выражены</li> <li>7. Краевые ребра по ширине не превышают спинные</li> <li>8. Экзокарп из неодревесневших клеток, тесно примыкающих к мезокарпу</li> <li>9. У основания плода имеется пленчатая оторочка</li> <li>10. Зубцы чашечки хорошо выражены</li> <li>11. Зубцы чашечки опушенные</li> <li>12. Лепестки белые</li> <li>13. Лепестки со спинки опушенные</li> <li>14. Лепестки с широким секреторным каналцем по центральной жилке</li> <li>15. Подстолбие конической формы</li> <li>16. Стилodium расходящиеся</li> <li>17. Обертка есть</li> <li>18. Листочки оберточки свободные или спаянные на 1/3</li> <li>19. Листочки оберточки травянистые</li> <li>20. Зонтик очень плотный, окруженный широкими округлыми влагалищами самых верхних листьев</li> <li>21. Верхушечный зонтик крупнее боковых</li> <li>22. Лучи зонтиков опушенные</li> <li>23. Лучи зонтика в поперечном сечении полые.</li> <li>24. Лучи зонтиков укороченные, меньше плода</li> <li>25. Стебель олиственный</li> <li>26. Стебель сильно разветвленный</li> <li>27. Стебель опушенный</li> <li>28. Стебель выполненный</li> <li>29. Стебель сильно ребристый у основания</li> <li>30. Пластинки листа плотные, жесткие, блестящие</li> <li>31. Конечные дольки пластинки листьев заканчиваются щетинкой</li> <li>32. Конечные дольки пластинки листьев широкие, от продолговатой до яйцевидной формы</li> <li>33. Конечные доли листа плоские</li> <li>34. Черешок листа в сечении плотный</li> <li>35. Эпидермис черешка не отслаивается от основной паренхимы</li> <li>36. Черешок листа опушенный</li> <li>37. В проводящих пучках черешка имеется механическая ткань</li> </ol>	<p>Плоды голые В ложбинках по 3 секреторных канала, иногда 2—3; на комиссуре 4—6—7 Канальцы на спинной стороне только в ложбинках</p> <p>Реберных секреторных каналцев нет</p> <p>Клетки мезокарпа в ребрах тонкостенные</p> <p>Спинные ребра отчетливо выступающие Краевые ребра более широкие, чем спинные Экзокарп из крупных клеток с утолщенными одревесневшими наружными оболочками, в незрелом плоде отстает от мезокарпа с образованием воздушных полостей Пленчатой оторочки нет</p> <p>Зубцы чашечки мало заметны Зубцы чашечки голые Лепестки желтые Лепестки со спинки голые Лепестки без широкого секреторного каналца по центральной жилке Подстолбие подушковидной формы Стилodium вверхнаправленные Обертки нет Листочки оберточки спаянные</p> <p>Листочки оберточки перепончатые Зонтики не окружены широкими влагалищами верхушечных листьев</p> <p>Все зонтики мелкие, преимущественно боковые, равные между собой Лучи зонтиков голые Лучи зонтика в поперечном сечении плотные Лучи зонтиков не укорочены</p> <p>Стебель безлиственный, заканчивающийся зонтиком, листья собраны в розетку Стебель маловетвистый Стебель голый Стебель внутри полый Стебель округлый</p> <p>Пластинки листа тонкие</p> <p>Конечные дольки пластинки листьев без щетинки Конечные дольки пластинки листьев линейно-ланцетовидные, узкие</p> <p>Конечные доли листа нитевидные или с завернутыми краями Черешок листа полый Эпидермис черешка отслаивается между колонками колленхимы от основной паренхимы, образуя воздушные полости Черешок листа голый В проводящих пучках черешка механическая ткань отсутствует</p>

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Состояние «1»	Состояние «0»
38. В черешке имеются центральные проводящие пучки	Центральных проводящих пучков нет
39. Монокарпик	Поликарпик
40. В сердцевине стеблекорня по периферии имеются крупные секреторные вместилища	Крупные секреторные вместилища в сердцевине отсутствуют, но по периферии проходят узкие секреторные каналы
41. В центральной части стеблекорня имеются узкие секреторные каналы, анастомозирующие между собой	В центральной части стеблекорня секреторных каналов нет
42. Стеблекорни сильно одревесневшие	Стеблекорни мало одревесневшие
43. Стеблекорень покрыт остатками черешков отмерших листьев	Стеблекорень покрыт остатками проводящих пучков отмерших листьев
44. На стеблекорне развиваются придаточные корни	Придаточных корней на стеблекорне нет
45. Кумарины есть	Кумаринов нет
46. Пиранокумарины (эферы келлактона) есть	Пиранокумаринов нет
47. Фурукумарины есть	Фурукумаринов нет
48. Серусодержащие кумарины и хромоны есть	Серусодержащих кумаринов и хромонов нет

где  $N$  — число признаков, по которым проводилось сравнение;  $M$  — число признаков, состояния которых у сравниваемых таксонов оказались одинаковыми. При данном способе кодирования признаков и оценки сходства таксонов нет смысла проводить параллельное вычисление таксономических расстояний  $d_{jk}$ , так как последние связаны с  $t_{jk}$  простой зависимостью  $d_{jk} = \sqrt{N(1 - t_{jk})}$ . Таксономические отношения видов и видовых групп показаны в табл. 3. Всего было вычислено 780 коэффициентов  $t_{jk}$ . Сходство групп в процессе их последовательной группировки высчитывалось по формуле:

$$T_{JK} = \frac{1}{N_J N_K} \sum_{j=1}^{N_J} \sum_{k=1}^{N_K} t_{jk},$$

где  $N_J$  — число видов группы  $J$ ;  $N_K$  — число видов группы  $K$ ;  $t_{jk}$  — отношение между любым видом группы  $J$  и любым видом группы  $K$ ,  $T_{JK}$  — таксономическое отношение группы  $J$  и группы  $K$ . Фенограмма (дендрограмма) строилась известным способом (Sokal, Sneath, 1963); группы соединялись последовательно по мере уменьшения среднего сходства  $T_{JK}$  между ними.

Полученная фенограмма (рис. 3) позволяет выделить в пределах рассмотренных видов *Seseli* ряд таксономических групп различного ранга.

Полученная нами фенограмма отношений видов *Seseli* (incl. *Libanotis*), вычисленная на основе большой совокупности признаков этих таксонов, заставляет нас дать таксономическое описание внутривидовой структуры *Seseli*, весьма существенно отличающееся от известных систем рода (Decandolle, 1830; Drude, 1898; Calestani, 1905; Козо-Полянский, 1915; Шишкин, 1950). В данном сообщении мы рассматриваем ту часть рода *Seseli*, в состав которой входят виды, многими систематиками выделявшиеся в род *Libanotis*. Основные выводы относительно этих видов и их положения в пределах рода *Seseli* заключаются в следующем.

1. Виды, объединявшиеся в род *Libanotis* Б. К. Шишкиным (1950) и Е. П. Коровиным (1959, 1963), в пределах рода *Seseli* не образуют единой группы, члены которой были бы более тесно связаны между собой, чем с остальными видами *Seseli*. Так, группа видов Lb, Lr, Lq, Lm, Lc, Lj (*Libanotis* s. str.) ближе к видам Sc, Sj, Sl, Sg, So, Sk (*Seseli* s. str.), чем

## Распределение состояния (1 или 0) 48

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
La. <sup>1</sup> <i>Libanotis abolinii</i> <sup>3</sup>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
Lb. <i>L. buchtormensis</i> <sup>4</sup>	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
Lc. <i>L. calycina</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0
Ld. <i>L. condensata</i> <sup>5</sup>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
Le. <i>L. eriocarpa</i> <sup>6</sup>	1	1	0	1	H	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
Lf. <i>L. fasciculata</i> <sup>7</sup>	1	1	0	0	H	1	1	1	0	0	—	1	1	1	1	1	1	1	1
Lg. <i>L. iliensis</i>	1	1	0	1	H	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
Lh. <i>L. incana</i>	1	1	0	1	H	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0
Li. <i>L. krylovii</i>	1	1	0	0	H	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
Lj. <i>L. lehmanniana</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lk. <i>L. marginata</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0
Ll. <i>L. montana</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lm. <i>L. monstrosa</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Ln. <i>L. mucronata</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0
Lo. <i>L. nevskii</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	H	1	1	0	1	1	1	1	1
Lp. <i>L. schrenkiana</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lq. <i>L. seseloides</i> <sup>8</sup>	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lr. <i>L. setifera</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	—	1	0	1	1	1	1	1	1
Ls. <i>L. tenuisecta</i>	1	1	0	1	H	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lt. <i>L. transcaucasica</i>	1	1	0	1	H	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Lu. <i>L. unicaulis</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Sa. <i>Seseli annum</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0
Sb. <i>S. coronatum</i> <sup>9</sup>	1	0	0	0	H	1	0	1	0	0	—	1	1	0	1	1	1	1	0
Sc. <i>S. dichotomum</i>	1	1	0	1	H	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0
Sd. <i>S. eriocephalum</i> <sup>10</sup>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1
Se. <i>S. giganteum</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	—	0	1	0	1	1	0	1	1
Sf. <i>S. glabratum</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	—	1	0	0	1	1	0	1	1
Sg. <i>S. gummiferum</i> <sup>11</sup>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1
Sh. <i>S. ledebourii</i> <sup>12</sup>	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	—	1	0	0	1	1	0	0	0
Si. <i>S. luteolum</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	—	0	1	1	1	1	0	1	1
Sj. <i>S. petraeum</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
Sk. <i>S. ponticum</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0
Sl. <i>S. rupicola</i>	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0
Sm. <i>S. sessiliflorum</i>	1	0	0	0	H	1	0	1	0	0	—	0	1	0	1	1	1	1	0
Sn. <i>S. strictum</i>	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1
So. <i>S. tortuosum</i> <sup>13</sup>	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0
Sp. <i>S. valentinae</i>	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	—	0	0	1	1	1	0	1	1
Sq. <i>S. varium</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	—	1	0	1	1	1	0	1	1
Ma. <i>Ligusticum talassicum</i>	0	0	0	1	H	0	1	1	0	0	—	1	0	1	1	1	1	1	0
Mb. <i>L. fedtschenkoanum</i>	0	0	0	1	H	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0

<sup>1</sup> В таблице обозначены: La—Lu — виды, относившиеся к роду *Libanotis*; Sa—Sq — виды рода, признаки у данного вида неизвестны; <sup>3</sup> включая *S. songoricum* Schischk.; <sup>4</sup> также *L. cyclobola* Korov.; <sup>8</sup> также *L. ugoense* Koidz.; <sup>9</sup> также *S. asperulum* Schischk.; <sup>10</sup> включая *S. platyphyllum* *S. lehmannii* Degen; <sup>12</sup> также *S. hippomarathrum* Jacq.; <sup>13</sup> включая *S. campestre* Bess. и *S. arenarium*

к *L. condensata* и близким к нему таксонам. Таким образом, выделить *Libanotis* в качестве подрода *Seseli* нельзя.

2. Название *Libanotis* может быть применено лишь для ограниченной группы видов, включая *S. libanotis* (L.) Koch, *S. schrenkianum* (C. A. Mey. ex Schischk.) M. Pimen. et Sdobn., *S. seseloides* (Turcz.) Hiroe, *S. ugoense* Koidz., *S. coreanum* H. Wolff, *S. buchtormense* (Fisch.) Koch, *S. cyclobolum* (Gilli) M. Pimen. et Sdobn., *S. krylovii* (V. Tichom.) M. Pimen. et Sdobn., *S. transcausicum* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. Этой группе целесообразно придать ранг секции.

3. Группа среднеазиатских видов, которые Б. К. Шишкин относил к *Seseli*, а Е. П. Коровин перенес в род *Libanotis*, по совокупности признаков ближе к *Seseli* в узком смысле (секция *Seseli*), чем к видам секции *Libanotis*. Эти виды объединяются в отдельную секцию.

4. К *S. condensatum* близки не только *S. mucronatum* (Пименов, Сдобнина, 1973), но и два вида, относившиеся Б. К. Шишкиным к секции *Pachypleuroides* Schischk. рода *Ligusticum* L. Они по совокупности признаков гораздо ближе к *S. condensatum* и особенно к *S. mucronatum*, чем к типовому виду рода *Ligusticum* — *L. scoticum* L. Эти виды не могут быть от-

ЛИЦА 2

признаков у видов рода *Seseli* флоры СССР

20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0
0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0
0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	Н	Н	Н
0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0
0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0
0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0
0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	Н	Н	Н	Н
0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0
0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0
0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0
0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0
0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0
0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	Н	Н	Н
0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	Н	Н	Н
0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	Н	Н	Н
0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	Н	Н	Н
0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0
0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	Н	Н	Н
0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	Н	Н	Н
0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	Н	Н	Н
0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	Н	Н	Н
0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	Н	Н	Н
0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	Н	Н	Н
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	Н	Н	Н
0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	Н	Н	Н

*Seseli*; Ma — *Ligusticum talassicum* Korov.; Mb — *Ligusticum fedtschenkoanum* Schischk.; <sup>2</sup> Н — состоя-  
Gilli; <sup>3</sup> также *L. hedgeana* Leute; <sup>4</sup> также *L. mironovii* Korov.; <sup>5</sup> также *L. korovinii* (Schischk.)  
(Schrenk) O. et B. Fedtsch. также *S. cuneifolium* Bieb. и *S. jomuticum* Schischk.; <sup>11</sup> также  
Bieb.

несены к роду *Pachypleurum* Ledeb. по тем же соображениям, что и *S. mucronatum* (Пименов, Сдобнина, 1973).

5. Подтверждается выделение *L. monstrosa* в особый род *Sajania* M. Pimen.

6. Виды, рассматриваемые Б. К. Шипкиным в составе рода *Libanotis*, за исключением *L. monstrosa*, объединяются в три секции рода *Seseli*.

7. Выделение *S. buchtormense* (Fisch.) Koch (*Libanotis buchtormensis* (Fisch.) DC.). в особую секцию *Eriotis* DC. нецелесообразно, так как этот вид близок к другим видам секции *Libanotis*.

Ниже приводится конспект видов *Seseli*, относящихся к секциям *Condensata* M. Pimen. et Sdobn., *Pseudolibanotis* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. и *Libanotis* (Hill) Gren. et Godr. Наряду с видами флоры СССР, рассмотренными в нашем построении системы при помощи количественных методов, в конспект включен ряд несомненно близких к ним видов сопредельных стран, которые не могли быть нами изучены столь же подробно, как виды, встречающиеся на территории нашей страны. Включение таких видов не приводит к пересмотру формы выявленной структуры данного таксона, так как принятый нами алгоритм не предусматривает изменения величин



таксономических отношений видов в зависимости от частоты встречаемости состояний признаков.

Таким образом, нами здесь рассмотрены все виды зонтичных, когда-либо относившиеся к роду *Libanotis*. Виды, не вошедшие в состав трех перечисленных секций, приводятся в списке species excludendae, где отмечено, к какому таксону, по нашему мнению, они должны быть отнесены.

Sect. *Condensata* M. Pimen et Sdobn. 1973, Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4 : 139 («*Condensatae*») — *Libanotis* ser. *Condensatae* Schischk., 1950, Флора СССР, 16 : 480, descr. ross. — *Libanotis* sect. *Condensatae* (Schischk.) Gorovoi, 1966, Зонтичн. Приморья и Приамурья : 108, descr. ross.

Plantae perennes polycarpicae vel monocarpicae. Caulorhiza paulo lignosa, vestigiis fasciculorum conductoriorum tecta. Medulla caulorhizae conceptaculi secretorii magnis donata. Caules rotundi, cavi, foliosi, glabri. Petioli a latere adaxiale emarginati, fasciculis conductoriis peripheralibus

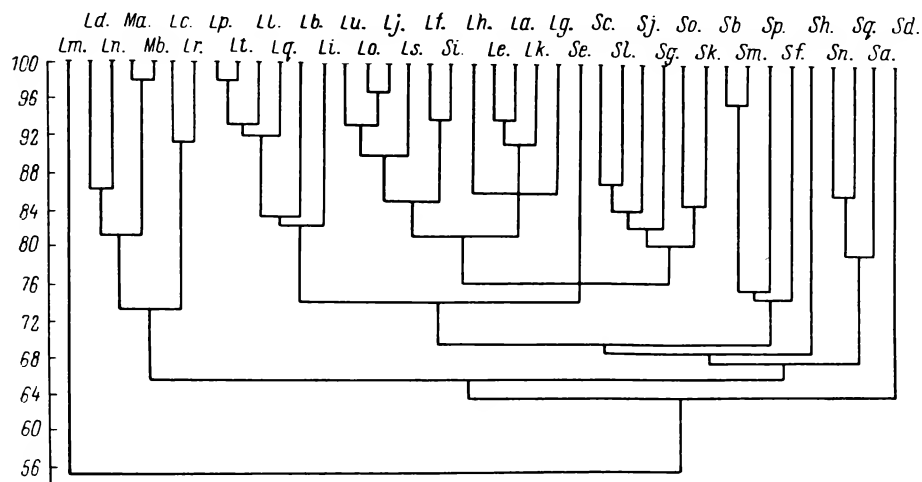


Рис. 3. Фенограмма таксономических отношений видов рода *Seseli* флоры СССР.

instructi. Lobi ultimi foliorum tenues, plani. Umbellae terminales lateralesque, inflorescentiam corymbosam formantes. Umbellae terminales lateralibus majores. Involucelli phylla libera, herbacea, virida. Petala alba. Stylopodium conicum. Mericarpijugis prominentibus. Vittae valliculares binae vel ternae.

Т у п у s: *S. condensatum* (L.) Reichb.

Subsect. *Condensata*.

Plantae polycarpicae. Petioli sectione transversali cavi. Fasciculi conductorii petiulares sclerenchymae expertes. Juga marginalia mericarpiorum dilatata.

Т у п у s: *S. condensatum* (L.) Reichb.

*Seseli condensatum* (L.) Reichb. 1867, Ic. Fl. Germ. 21 : 37. — *Athamanta condensata* L. 1753, Sp. Pl. : 224. — *Libanotis condensata* (L.) Crantz, 1767, Class. Umbell. Emend. : 105. — *L. vulgaris* DC. var. *condensata* (L.) DC. 1830, Prodr. 4 : 150. — *L. arctica* Rupr. 1845, Fl. Samoied. Cisural. : 36. — *L. fastigiata* Rupr. 1845, l. c. : 36. — *Peucedanum condensatum* (L.) K.-Pol., 1922, Спис. раст. герб. русск. фл. 8 : 115. — *Pachypleurum condensatum* (L.) Korov. 1963, Фл. Казахст. 6 : 310.

*Seseli mucronatum* (Schrenk) M. Pimen. et Sdobn. 1973, Бюлл. МОИП, отд. биол. 78, 4 : 139. — *Neogaya mucronata* Schrenk, 1842, in Fisch. et Mey. Enum. Pl. Nov. 2 : 40. — *N. urbis-malorum* M. Pop. 1935, Переч. сем. Алма-Атинск. бот. сада, 2 : 14. — *Libanotis subsimplex* M. Pop. 1935, l. c. : 13. — *L. dolichostyla* Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 600. — *Pachypleurum mucronatum* (Schrenk) Schischk. 1950, l. c. : 581. — *Ligusticum mucronatum* (Schrenk) Leute, 1970, Ann. Naturhist. Mus. (Wien) 74 : 473. —

*Libanotis condensata* auct. non Crantz: quoad pl. Tianschan. et Pamiro-alaic.: Regel et Herd. 1866, Enum. Pl. Semen. 3 : 120. — *L. sibirica* auct. non C. A. Mey.: Кащ. 1959, Фл. Кирг. 8 : 66. — *L. condensata* (L.) Crantz f. *gymnocarpa* B. Fedtch. 1902, Матер. Фл. Шугн. : 26. — *L. condensata* (L.) Crantz f. *fructibus glabris* O. et B. Fedtsch. 1909, Consp. Fl. Turk. 3 : 95, nom.

Subsect. *Pachypleuroides* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. comb. et stat. nov. — *Ligusticum* L. subgen. *Pachypleuroides* Schischk. 1950, Фл. СССР 16 : 604.

Plantae monocarpicae. Petioli solidi. Fasciculi conductorii petiolares sclerenchymate donati. Juga marginalia et dorsalia mericarporum subaequalia.

Т у п у с: *S. talassicum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn.

*Seseli talassicum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Ligusticum talassicum* Korov. 1959, Фл. Узб. 4 : 384. — *L. pumilum* Korov. 1924, Бот. мат. (Ленинград) 5 : 82, non Wall. 1828, non *Seseli pumilum* L. 1758, Syst. ed. 10 : 962.

*Seseli seravschanicum* M. Pimen. et Sdobn. nom. nov. — *Ligusticum fedtschenkoanum* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 166, non *Seseli fedtschenkoanum* Regel et Schmalh. 1881, Федч. Путеш. Турк. 18 : 30.

*Seseli irramosum* (Rech. f. et Riedl.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Ligusticum irramosum* Rech. f. et Riedl. 1963, in Koie et Rech. f., Biol. Meddel. Kong. Danske Vid. Selsk. 13, 1 : 94.

Данный вид отнесен к родству *S. talassicum* на основании авторского описания и материалов карпологического исследования Лейте (Leute, 1970).

Sect. *Pseudolibanotis* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis* Hill sect. *Pseudolibanotis* Schischk. 1950, Фл. СССР 16 : 602.

Plantae monocarpicae, caulorhizis paulo lignosis vestigiis fasciculorum conductoriorum tectis. Caulis subaphyllus, pauciramossus, glaber, solidus, rotundus. Folia fere totae radicalia. Laminae foliorum tenues, lobi ultimi lati, plani. Petioli pubescentes. Fasciculi conductorii petiolares peripherales, sclerenchymate donati. Umbellae involucretae radiis pubescentibus. Umbellulae radii solidi. Involucelli phylla libera. Petala alba, dorso glabra. Stylopodium conicum, stylodia reflexa. Fructus pubescentes. Juga dorsalia et marginalia aequalia, leviter prominentia. Vittae valliculares ternae, vittae jugales singulae vel binae. Cellulae mesocarpium elignescens.

Т у п у с: *S. calycinum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn.

A sect. *Condensata*, cui proxima est, caulibus subaphyllis solidis et conceptaculis secretoriis caulorhizae nullis differt.

*Seseli calycinum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis calycina* Korov. 1947, Бот. мат. (Ташкент) 8 : 20.

*Seseli setiferum* M. Pimen. et Sdobn. sp. nov. — *Ligusticum setiferum* Korov. ex Pavlov, 1937, Тр. по прикл. бот., генет. и селект. 1 : 267, nom. — *Libanotis setifera* Korov. ex Schischk. 1950, Фл. СССР, 16 : 481, descr. ross.; Коров. 1963, Фл. Казахст. 6 : 352, descr. ross.

Planta perennis monocarpica caulibus aphyllis vel subaphyllis, 15—35 cm alt. Folia radicalia, bipinnatisecta, petiolis brevibus et vaginis planis lanceolatis, elongatis. Lobi ultimi foliorum leviter pubescentes, setiferi. Petioli sectione transversali plano-triangulati. Fasciculi conductorii petiolorum collaterales, peripherales, sclerenchymate donati. Caules glabri, solidi, striatuli, eramosi, umbellis singulis terminati. Involucrum phylla numerosa, linearia, mucronata, radiis breviora. Involucella involucris similia. Umbellulae 15—25, radiatae, radiis scabridis. Calycis dentes subnulli, mutici. Petala alba, canalibus secretoriis brevibus latisque secus nervum medium donata, apice mucrone incurvo praedita et tunc attenuata. Stylopodium plano-conicum, stylodiis divergentibus. Fructus ambitu ovati, dorso pilis breibus dense tecta. Mericarpi immatura sectione transversali compressa, jugis dorsalibus et marginalibus aequalibus, leviter prominenti-



bus. Vittae valliculares ternae, commissurales 4—6, vittae jugales angustiores. Commissura lata. Eudospermium a facie commissurali planum.

Т y п у s: Montes Talass-Alatau, in fissuris saxorum in fluxu superiore fl. Dzhabagly-su. 9.8.1931. № 992. N. W. Pawlov (MW).

A f f i n i t a s: species haec *S. calycino* similis, sed dentibus calycinis inconspicuis, lobis ultimis foliorum setiferis et involucelli phyllis herbaeis (non albo-marginatis) differt.

Sect. *Libanotis* (Hill) Gren. et Godr. 1848, Fl. Franc. 1 : 707. — *Libanotis* Hill, 1756, Brit. Herb. : 420, pro gen. — *Seseli* L. subgen. *Libanotis* (Hill) Drude, 1898, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 3, 8 : 203.

Plantae monocarpicae vel polycarpicae, caulorhizis paulo lignosis, vestigiis fasciculorum conductoriorum tectis. Caules foliosi, solidi. Petioli solidi, fasciculis conductoriis peripheralibus, sclerenchymate donatis. Umbellae terminales lateralibus majores. Umbellulae radii solidi. Involucelli phylla ilbera. Dentes calycini evoluti. Petala alba. Stylopodium conicum, stylodia reflexa. Mericarpiis dorso pubescentia, costis dorsalibus prominentibus, cellulis mesocarpii paulo lignescentibus, fissuratis porosis.

Т y п у s: *S. libanotis* (L.) Koch.

*Seseli libanotis* (L.) Koch, 1825, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. 12 : 111. — *Athamanta libanotis* L. 1753, Sp. Pl. 1 : 244. — *A. sibirica* L. 1753, l. c. : 244. — *Libanotis montana* Crantz, 1767, Stirp. Austr. ed. 1, 3 : 117. — *L. daucoides* Scop. 1772, Fl. Carniol. ed. 2, 1 : 193. — *L. riviniana* Scop. 1772, l. c. : 193. — *L. cretensis* Gaertn. 1788, Fruct. 1 : 84, t. 24, f. 1. — *Ligusticum sibiricum* (L.) Spreng. 1813, Prodr. Umbell. : 40. — *Seseli athamantoides* Ledeb. 1829, Fl. Alt. 1 : 342. — *Libanotis vulgaris* DC. 1830, Progr. 4 : 150. — *L. verticillata* DC. 1830, l. c. : 151. — *L. sibirica* (L.) C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Caucas. : 124. — *L. daucifolia* Reichb. 1832, Fl. Germ. Excurs. 2 : 468. — *L. gracilis* Reichb. 1832, l. c. : 468. — *L. intermedia* Rupr. 1846, Diatr. Petrop. : 53. — *L. nitens* Vis. 1849, Fl. Dalm. 3 : 43. — *L. montana* Crantz β *sibirica* (L.) Patze, Mey. et Elk. 1850, Fl. Prov. Preuss. Koenigsb. : 441. — *L. alpina* Schur, 1853, Verh. Siebenb. Ver. Naturw. 4 : 29. — *Athamanta media* Nym. 1855, Syll. Fl. Europ. : 154. — *Libanotis humilis* Schur, 1858, Österr. Bot. Wochenbl. : 21. — *L. montana* Crantz var. *intermedia* Rupr. 1860, Fl. Ingrica : 445. — *L. montana* Crantz β *gracilis* (Reichb.) Kauffm. 1866, Моск. фл. : 203. — *Seseli sibiricum* (L.) Reichb. 1867, Icon. Fl. Germ. tab. 1916. — *L. candollei* Lange ex Willk. et Lange, 1874, Prodr. Fl. Hisp. 3 : 61. — *L. bayonensis* Griseb. ex Nym. 1879, Consp. Fl. Europ. 2 : 295. — *L. crithmoides* Nym. 1879, l. c. : 295. — *L. pubescens* Nym. 1879, l. c. : 295. — *L. pyrenaica* Bourgeau ex Nym. 1879, l. c. : 295. — *L. leiocarpa* (Heuffl.) Simonk. 1886, Enum. Pl. Transilv. : 259. — *L. hosteana* Schur, 1886, Enum. Pl. Transilv. : 258. — *L. pumila* Schur, 1886, l. c. : 258. — *Seseli libanotis* (L.) Koch β *sibiricum* (L.) Schmalh. 1895, Фл. Южн. Ср. России : 400. — *S. libanotis* (L.) Koch. f. *sibiricum* E. H. L. Krause, 1904, in Sturm. Fl. Deutschl. 2, 12 : 102. — *S. medium* (Nym.) Hand.-Mazz. 1906, Österr. Bot. Zeitschr. 56 : 35. — *S. libanotis* (L.) Koch ssp. *sibiricum* (L.) Thell. 1926, in Hegi, Ill. Fl. Mittel. Europ. 5, 2 : 1246. — *Libanotis taurica* N. Rubtz. 1972, Бюлл. Никитск. бот. сада 1, 17 : 5.

*Seseli transecausicum* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis transecausica* Schischk. 1950, Бот. матер. (Ленинград) 13 : 161.

*Seseli schrenkianum* (C. A. Mey. ex Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis schrenkiana* C. A. Mey. ex Schischk. 1950, Фл. СССР 16 : 601. — *L. lipschitzii* M. Pop. 1940, Фл. Алма-Ат. гос. заповед. : 35, nom. — *L. alata* Kascht. 1959, Фл. Кирг. 8 : 68, descr. ross. — *L. schrenkiana* C. A. Mey. ex Schischk. var. *transitoria* Korov. 1963, Фл. Казахст. 6 : 347, nom.

*Seseli seseloides* (Turcz.) Hiroe, 1958, Umbell. Asia : 135. — *Libanotis seseloides* Turcz. 1844, Fl. Baic.-Dahur. 1 : 484. — *Ligusticum seseloides* Fisch. et C. A. Mey. ex Turcz. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou 11 : 530, nom.

nud. — *Libanotis ugoensis* auct. non Kitag.: Sugaw. 1940, Fl. Saghal. 3 : 1419. — *L. amurensis* Schischk. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 13 : 160.

*Seseli ugoense* Koidz. 1932, in Muramatu, Fl. Akit. : 3. — *S. libanotis* (L.) Koch var. *japonica* H. Boiss. 1909, Bull. Soc. Bot. Fr. 56 : 354. — *Libanotis ugoensis* (Koidz.) Kitag. 1937, Bot. Mag. Tokyo, 51 : 658. — *S. libanotis* (L.) Koch ssp. *japonica* Hara, 1952, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo 3, 6 : 94. — *S. libanotis* (L.) Koch f. *ugoensis* Hara, 1954, Enum. Sperm. Japon. 3 : 323 — *S. libanotis* (L.) Koch var. *daucifolia* auct. non Reichb. : Franch. et Savat. 1875, Enum. Plant. Japon. 1 : 183.

*Seseli coreanum* H. Wollf, 1925, Feddes Repert. 21 : 241. — *Libanotis coreana* (H. Wollf) Kitag. 1937, Bot. Mag. Tokyo 51 : 657.

*Seseli buchtormense* (Fisch.) Koch, 1824, Nova Acta Nat. Cur. 12, 1 : 111. — *Bubon buchtormensis* Fisch, 1815, in Spreng. Pugill. 2 : 55. — *Athamanta rigida* Hornem. 1815, Hort. Hafn. 2 : 960. — *A. cervariifolia* Schrad ex Spreng. 1815, Pugill. 2 : 56. — *Libanotis buchtormensis* (Fisch.) DC. 1829, Coll. Mem. 5, tabl. 3, f. 5; ejusd. 1830, Prodr. 4 : 149.

*Seseli cyclolobum* (Gilli) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis cycloloba* Gilli, 1959, Feddes Repert. 61, 3 : 196.

*Seseli krylovii* (V. Tichom.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. — *Libanotis krylovii* V. Tichom. 1968, Бюлл. МОИП, отд. биол. 73, 2 : 136. — *L. sibirica* (L.) C. A. Mey. var. *gracilis* Kryl. 1881, Тр. общ. естествоиспыт. Казанск. унив., 9, 6 : 109, non *L. gracilis* Reichb. 1832, l. c. : 468, nec non *Seseli gracile* Waldst. et Kit. 1802, Pl. Rar. Hung. 2 : 122. — *L. sibirica* auct. non C. A. Mey.: Шишк. 1950, Фл. СССР 16 : 479.

Приводим списки 36 исключенных видов и 4 видов неопределенного положения.

#### Species excludendae

*Libanotis abolinii* (Korov.) Korov. 1963, Фл. Казахст. 6 : 351 = *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk. (sect. *Sclerorhiza* M. Pimen, et Sdobn.).  
*L. annua* Crantz, 1767, Class. Embell. Emend. : 107 = *Athamanta cretensis* L.

*L. aurea* Vis. 1849, Fl. Dalm., 3 : 44 = *Athamanta aurea* (Vis.) Neilr.

*L. cachroides* DC. 1830, Prodr., 4 : 151 = *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph.) K.-Pol.

*L. eriocarpa* Schrenk, 1843, Bull. Phys.-Math. Acad. Sci. (Petersb.) 2 : 195 = *Seseli eriocarpum* (Schrenk) B. Fedtsch. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. fasciculata* Korov. 1926, Бюлл. Среднеаз. унив. 14, прил. = *Seseli fasciculatum* (Korov.) Schischk. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. filifolia* Roehl. ex Steud. 1840, Nom. bot., ed. 2, 2 : 41 = *Athamanta turbith* (L.) Brot.

*L. graveolens* G. Don, 1831, Gen. Syst. 3 : 312 = *Seseli incanum* (Steph.) B. Fedtsch. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. gummifera* Crantz, 1767, Class. Umbell. Emend. : 138 = *Seseli gummiferum* Pall. ex Smith (sect. *Seseli*).

*L. hirsuta* Lam. 1778, Fl. Franc. 3 : 428 = *Athamanta cretensis* L.

*L. iliensis* (Lipsky) Korov. 1963, Фл. Казахст. 6 : 345 = *Seseli iliense* Lipsky (sect. *Sclerorhiza*).

*L. incana* (Steph.) O. et B. Fedtsch. 1909, Consp. Fl. Turk. 3 : 94 = *Seseli incanum* (Steph.) B. Fedtsch. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. italica* Crantz, 1767, Stirp. Austr. ed. I, fasc. 3 : 117 = *Athamanta cretensis* L.

*L. juncea* Korov. 1947, Бот. мат. (Ташкент) 8 : 17 = *Seseli tenuisectum* Regel et Schmalh. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. korovinii* (Schischk.) Korov. 1959, Фл. Узб. 4 : 370 = *Seseli korovinii* Schischk. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. lehmanniana* Bunge, 1851, Mém. Sav. Étr. Petersb. 7 : 300 = *Seseli lehmannianum* (Bunge) Boiss. (sect. *Sclerorhiza*).

*L. macedonica* Crantz, 1767, Class. Umbell. Emend. : 107 = *Athamanta macedonica* (L.) Spreng.

- L. marginata* Korov. 1924, Бот. мат. (Ленинград), 5 : 81 = *Seseli marginatum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. 1973, Бот. ж., 58, 10 : 1490.
- L. matthioli* Bertol. 1838, Fl. Ital. 3 : 320 = *Athamanta turbith* (L.) Brot.
- L. merkuloviczii* Korov. 1959, Фл. Узб. 4 : 365 = *Seseli merkuloviczii* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. comb. nov. (sect. *Sclerorhiza*, aff. *S. lehmannianum* (Bunge) Boiss.).
- L. michayloviae* Korov. 1962, Бот. мат. (Алма-Ата), 13 : 254 = *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk. (sect. *Sclerorhiza*).
- L. mironovii* Korov. 1962, I. c. : 252 = *Seseli mironovii* (Korov.) № 1973, Бот. ж., 58, 10 : 1489.
- L. monstrosa* (Willd.) DC. 1829, Coll. Mem. 5 : 48 species generis distincti Sajania M. Pimen. est.
- L. nevskii* Korov. 1947, Бот. матер. (Ташкент), 8 : 19 = *Seseli nevskii* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. 1973, Бот. ж., 58, 10 : 1489 (sect. *Sclerorhiza*).
- L. patriniana* DC. 1828, Coll. Mém. 5 : 48 = *Seseli incanum* (Steph.) B. Fedtsch (sect. *Sclerorhiza*).
- L. petrophila* Korov. 1962, Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13 : 255 = *Phlojodicarpus villosus* Turcz.
- L. rupestris* Scop. 1772, Fl. Carniol. 1 : 192 = *Athamanta turbith* (L.) Brot.
- L. sicula* Bertol. 1838, Fl. Ital. 3 : 317 = *Athamanta sicula* L.
- L. songorica* (Schischk.) Korov. 1963, Фл. Казахст., 6 : 350 = *Seseli abolinii* (Korov.) Schischk. (sect. *Sclerorhiza*).
- L. stephaniana* DC. 1830, Prodr. 4 : 149 = cf. *L. monstrosa*.
- L. talassica* Korov. 1962, Тр. Инст. бот. АН КазССР, 13 : 251 = *Pilopleura koso-poljanskii* Schischk.
- L. tenuifolia* DC. 1830, Prodr. 4 : 149 = *Seseli glabrasum* Willd. ex Schult.
- L. tenuisecta* (Regel et Schmalh.) Korov. 1963, Фл. Казахст., 6 : 345 = *Seseli tenuisectum* Regel et Schmalh.
- L. turbith* (L.) Crantz, 1767, Cl. Umbell. Emend. : 108 = *Athamanta turbith* (L.) Brot.
- L. unicaulis* Korov. 1947, Бот. матер. (Ташкент), 8 : 18 = *Seseli unicaule* (Korov.) M. Pimen. (sect. *Sclerorhiza*).
- L. villosa* Turcz. ex Fisch. et Mey. 1835, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 1 : 31 = *Phlojodicarpus villosus* Turcz.

#### Species incertae sedis

- Libanotis alleizetti* Sennen, 1952. Bull. Soc. Bot. Fr. 98 : 206.
- L. galbanifera* Crantz, 1767. Cl. Umbell. Emend. : 108.
- L. montana-ferulacea* Lange, 1855, Ind. Sem. Hort. Haun. : 25.
- L. rigida* Crantz, 1767. Cl. Umbell. Emend. : 108.

#### ЛИТЕРАТУРА

- (Козо-Полянский Б. М.) Koso-Poljansky B. (1915). *Sciadophytorum systematis lineamenia*. Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc., 29. — Коровин Е. П. (1959). *Umbelliferae*. Флора Узбекистана, 4. — Коровин Е. П. (1963). *Umbelliferae*. Флора Казахстана, 6. — (Ледебур К. Ф.) Ledebour C. F. (1844). Flora rossica, 2, 5. — Майр Э. (1971). Принципы зоологической систематики. — Пименов М. Г. (1968). Систематическая группировка видов рода *Angelica* L. СССР по коэффициентам сходства. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 1. — Пименов М. Г., Л. И. Сдобнина. (1973). О систематическом положении *Pachypleurum mucronatum* (Schrenk) Schischk. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4. — (Рупрехт Ф.) Ruprecht F. J. (1860). Flora ingrica. — Смирнов Е. С. (1969). Таксономический анализ. — (Тамамшян С. Г.) Tamamschjan S. (1960). — On the nomenclature history of the genus *Libanotis*. Taxon, 9, 7. — (Турчанinov Н. С.) Turczaninov N. (1844). Flora Baicalensi-Dahurica. 1. — Шишкин Б. К. (1950). *Libanotis* L. — Порезник; *Seseli* L. — Жабрица. Флора СССР, 16. — Allioni C. (1757). *Stirpium praecipuarum littoris et agri Nicaensis enumeratio methodica*. — Allioni C. (1785). Flora Pedemontana, 1. — Ball P. W. (1968). *Seseli* L. Flora Europaea, 2. — Benth G., J. D. Hooker. (1872). Genera plantarum, II. — Bluff M. J., C. A. Fingerhuth. (1825). Compendium Florae Germaniae, 2, 1. — Boissier E. (1872). Flora orientalis, 2. — Ca-

Iestani V. (1905). Contributione alla systematica della Ombellifera d'Europa. — Crantz H. N. (1767a). Stirpium Austriacarum, 1. — Crantz H. N. (1767b). Classis Umbelliferarum emendata. — Decandolle A. P. (1830). Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis, 4. — Dandy J. E. (1967). Index of generic names of vascular plants. 1753—1774. Regnum vegetabile, 51. Intern. Bur. Plant Taxonomy, Utrecht. — Drude O. (1898). *Umbelliferae*. A. Engler, K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 8. — Endlicher S. (1839). Genera plantarum secundum ordines naturales disposita, 10. — Grenier Ch., D. Godron. (1848). Flore de France, 1. — Haller A. (1742). Enumeratio plantarum horti regii et agri Gottingensis. — Hill J. (1756). The British Herbal: an history of plants and trees natives of Britain, cultivated for use or raised for beauty. — Hiroe M. (1958). *Umbelliferae* of Asia (excluding Japan), 1. — Kitagawa M. (1960). Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokio), 5, 1. — Koch W. D. J. (1824). Generum tribuumque umbelliferarum nova dispositio. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol., 12. — Leute G. (1970). Untersuchungen über verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). II Teil. Ann. Naturhist. Mus. Wien, 74. — Leute G., F. Spata. (1972). Umbelliferen-Studien zur «Flora Iranica», I. Österreich. Bot. Zeitschr., 120, 3. — Linnaeus C. (1753). Species plantarum. — Reichenbach H. G. L. (1828). Conspectus regni vegetabilis. — Rivinus A. (1699). Introductio generalis in rem herbaria. — Ruppius H. (1726). Flora jenensis. — Scopoli G. A. (1772). Flora carniolica, 1. — Sokal R., P. Sneath. (1963). Principles of numerical taxonomy. — Stearn W. T. (1967). Hill's the British Herbal. Taxon, 16, 6. — Thellung A. (1926). *Umbelliferae*. В кн.: G. Hegi, Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 2. — Zinn J. G. (1757). Catalogus plantarum Horti Academici et agri Gottingensis.

Московский  
государственный университет  
и  
Всесоюзный  
научно-исследовательский институт  
лекарственных растений,  
Московская обл.

## S U M M A R Y

A quantitative-systematical study of all the species, which had been ever attributed to the genus *Libanotis*, as well as of some *Seseli* species has been carried out in order to make clear the volume and the position of *Libanotis* species in the system of the genus *Seseli* L.

It was discovered that the name *Libanotis* can be applied only to a small group of species, regarded here as a section of the genus *Seseli*.

The conspect of *Seseli* species pertaining to 3 sections is given, as well as a list of excluded and transferred species, 12 new combinations and description of one new species.

УДК 581.821 : 582.998

А. П. Меликян, Л. Г. Мурадян

# ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПЕРИКАРПИЯ И СПЕРМОДЕРМЫ В ПОДТРИБЕ *CHRYSANTHEMINAE* (*ASTERACEAE*)

A. P. MELIKYAN, L. G. MURADYAN. THE MAIN DIRECTIONS OF FRUIT WALL AND SEED COAT EVOLUTION IN SUBTRIBE *CHRYSANTHEMINAE* (*ASTERACEAE*)

На основании изучения покровов семянков 67 видов из подтрибы *Chrysantheminae* выявлены основные диагностические признаки анатомической структуры перикарпия и спермодермы, которые целесообразно учитывать при карполого-анатомических исследованиях сем. *Asteraceae*. Установлен ряд корреляций между перикарпием и спермодермой. Степень координации функций этих структур отражает уровень морфолого-анатомической организации семянков. Прослежены основные пути совершенствования структуры оболочек семянков в подтрибе *Chrysantheminae*.

Во «Флоре СССР» в подтрибе *Chrysantheminae* разными авторами выделен ряд новых родов, таких как *Spathipappus* Tzvel., *Leucanthemella* Tzvel., *Xylanthemum* Tzvel., *Lepidolopsis* Poljak., *Ajania* Poljak. и др. Сделано это на основе классического метода систематики — изучения морфологических признаков. Работами многих исследователей показана эффективность использования для систематики *Asteraceae* особенностей строения околоплодника и семенной кожуры. Но одни авторы придают решающее значение при обсуждении вопросов систематики данным внешней морфологии семянки (Победимова, 1961; Цвелев, 1961, и др.), другие же (Lavialle, 1912; Briquet, 1916; Зажурило, 1936; Тамамшян, 1945; Савченко, 1949; Kunclova, 1970; Ханджян, 1971, 1972, и др.) считают наиболее константной, а поэтому наиболее ценной для диагностики родов и видов, анатомическую структуру перикарпия. И лишь П. П. Поляков (1967) пришел к скептическому заключению о нецелесообразности применения анатомических признаков перикарпия для систематики сложноцветных.

Заслуживает определенного внимания подход Дитриха (Dittrich, 1966a, б), который использует признаки морфологии семянков в сочетании с данными их анатомического строения. Особое значение он придает строению папруса, степени опушенности семянков, превращению латерального рубчика в базальный, увеличению одревеснения и исчезновению межклетников в ткани перикарпия. Представляет интерес предлагаемый им в качестве диагностического признака индекс тест-эпидермы (отношение длины тангентальных и радиальных стенок клеток). По-видимому, из-за трудности анатомического метода, Дитрих оказывает предпочтение морфологическим признакам. Им предпринята попытка выявить, какие признаки в строении плода можно считать показателями уровня организации у представителей подтрибы *Cardueae* — *Centaureinae*. По нашим наблюдениям, охватывающим 67 видов, относящихся к 20 родам подтрибы *Chrysantheminae*, даже в случаях значительного морфологического сходства анатомическое строение семянков у разных родов и видов часто бывает глубоко различным (Мурадян, 1967, 1968, 1970a, б).

Использование признаков анатомии семян для систематики сложноцветных в некоторой степени ограничивается отсутствием работ, обобщающих диагностические признаки структуры перикарпия и спермодермы в этом семействе. Сравнение результатов затруднено тем, что нет общепринятой унифицированной терминологии, а авторы зачастую неправильно интерпретируют полученные данные.

Наша работа предпринята с целью обобщить диагностические признаки в строении перикарпия и спермодермы, а также попытаться выявить черты примитивности и эволюционной подвинутости в ее структуре.

Основываясь на изучении большой группы родов семейства сложноцветных, а также опираясь на описания, имеющиеся в литературе, мы предлагаем учитывать следующие основные признаки строения покровов семян.

1. Количество ребер у семянки и степень их выраженности.
2. Количество слоев клеток перикарпия в ребрах и в межреберных участках на поперечном срезе.
3. Структура эпидермальных клеток перикарпия и толщина кутикулярного слоя на их поверхности.
4. Наличие или отсутствие волосков, их характер и строение.
5. Наличие или отсутствие ослизняющихся клеток, их расположение и тип строения.
6. Наличие или отсутствие гидроцитов, степень их выраженности и строение.
7. Наличие или отсутствие эфирномасляных каналов, их расположение и характерные черты.
8. Наличие или отсутствие полостей в перикарпии, их характер.
9. Наличие или отсутствие дубильных веществ, их расположение.
10. Наличие или отсутствие кристаллов и других включений в клетках покровов семянки.
11. Характер и степень выраженности механической ткани в перикарпии.
12. Количество и степень сохранности проводящих пучков в зрелом перикарпии, особенности их строения.
13. Степень сохранности спермодермы в зрелой семанке и ее структура.
14. Форма и величина эпидермальных клеток спермодермы.
15. Толщина перикарпия и спермодермы.

Мы считаем, что формирование большого числа слоев клеток перикарпия, слабая дифференциация его на ткани являются показателями примитивности его строения. Обычно у семян примитивных типов перикарпий сформирован исключительно из паренхиматических клеток и нескольких слоев макросклерид.

У эволюционно более подвинутых типов семян выражена тенденция к сокращению числа слоев клеток, слагающих перикарпий, и к большей дифференциации их на ткани. Возникают специализированные структуры, такие как гидроцитная система, ослизняющиеся клетки, эфирномасляные каналы, волоски различных типов и т. д.

В данной работе мы остановимся на изучении направлений эволюции анатомической структуры семян внутри подтрибы *Chrysantheminae*.

Эволюция семян в подтрибе, как нам представляется, шла следующим образом (рис. 1 и 2).

Наиболее примитивным среди исследованных родов подтрибы *Chrysantheminae* по строению оболочек плода является тип *Chrysanthemum* (только род *Chrysanthemum*). У *Ch. coronarium* L. (рис. 2, 1) довольно крупные семанки с 10—11 ребрами, три из которых очень крупные, расположены несимметрично и по величине резко отличаются от остальных. На поперечном срезе через среднюю часть семанки видно, что одно из этих ребер сильно заострено. Перикарпий в ребрах состоит из большого числа слоев клеток (25—27), слабо дифференцированных на ткани, в межреберных участках — 10—11 слоев. Эпидермальные клетки некрупные, сплюснутые, покрыты тонким слоем кутикулы. Наружные слои мезокарпия

представлены крупными тонкостенными клетками, внутренние слои мезокарпия состоят из плотно расположенных 13—14 слоев толстостенных мелких макросклерид. Признаки специализации в строении перикарпия отсутствуют. Спермодерма выражена слабо. Она состоит из 2—3 слоев сплюснутых и местами облитерированных клеток.

Изменения в строении семянков в процессе эволюции происходили в нескольких направлениях от этого типа.

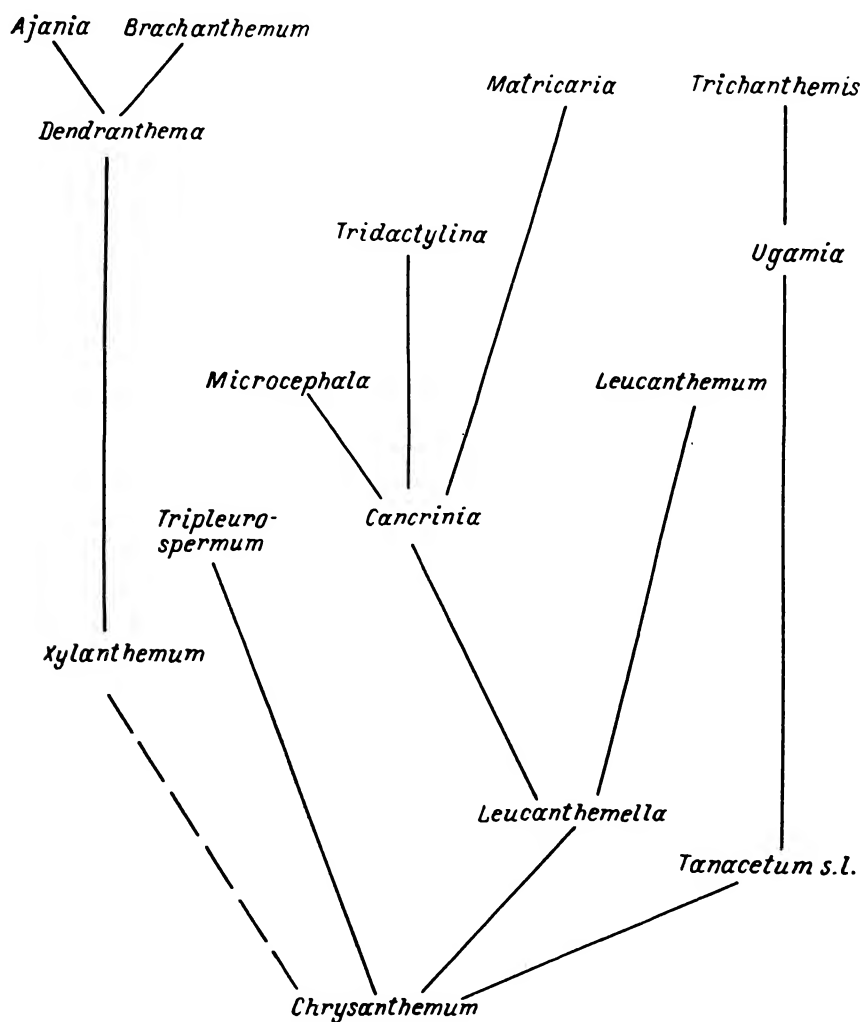


Рис. 1. Главные линии эволюции покровов семянки в подтрибе *Chrysantheminae*.

По-видимому, непосредственно производными типа *Chrysanthemum* являются семянки типа *Tanacetum* (рис. 2, 2) (только род *Tanacetum s.l.*). Здесь имеются обычно 5—10 хорошо выраженных ребер. Наблюдается заметное уменьшение числа слоев клеток в перикарпии (9—14 в ребрах, 2—5 в межреберных участках), а также дифференциация их на ткани. Эпидермальные клетки обычно крупные, большей частью покрыты толстой кутикулой. Как правило, отсутствуют простые волоски и ослизняющиеся клетки, но у большинства видов имеются железистые волоски. Нет гидрочитного аппарата, лишь изредка встречаются единичные гидрочитные клетки. У некоторых специализированных видов в перикарпии имеются эфирномасляные каналы. Механические пучки состоят из большого числа элементов. Макросклериды полностью отсутствуют. Все слои спермодермы обычно хорошо сохраняются.

От семянков типа *Tanacetum* легко представить возникновение ветви типов *Ugamia*—*Trichanthemis*. Семянки типа *Ugamia* (рис. 2, 3) (род *Ugamia*) имеют 14—17 слабо выраженных ребер. Для этого типа характерны дальнейшее сокращение числа слоев клеток перикарпия (8—12 в области

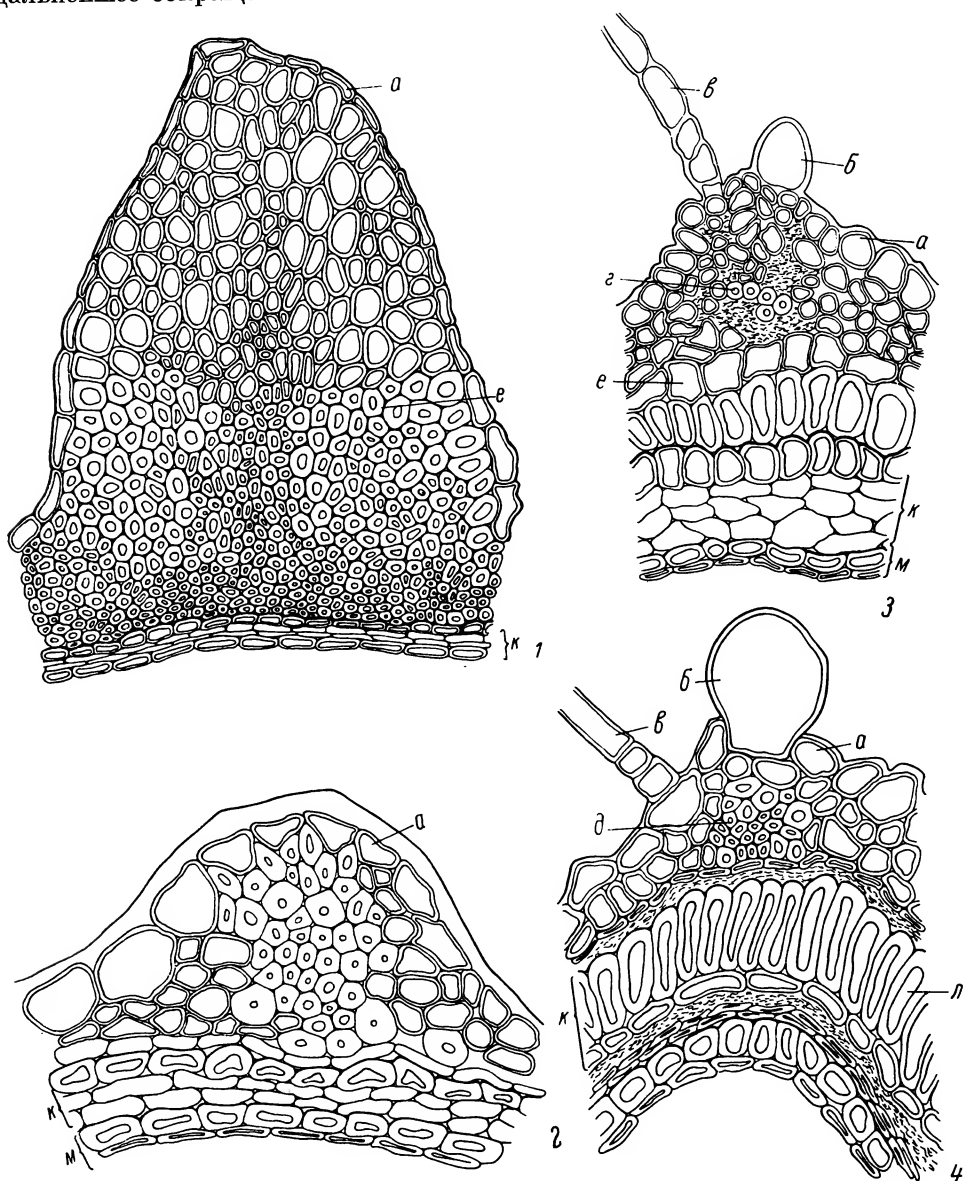


Рис. 2. Строение покровов семянков у представителей подтрибы *Chrysantheminae*.

1 — *Chrysanthemum coronarium*; 2 — *Tanacetum achilleifolium*; 3 — *Ugamia angrenica*; 4 — *Trichanthemis aurea*; 5 — *Leucanthemella serotina*; 6 — *Leucanthemum vulgare*; 7 — *Cancrinia discoidea*; 8 — *Microcephala subglobosa*; 9 — *Tridactylina kirilowii*; 10 — *Matricaria matricarioides*; 11 — *Tripleurospermum inodorum*; 12 — *Xylanthemum fischeriae*; 13 — *Dendranthema zawadskii*; 14 — *Brachanthemum kasakhorum*; 15 — *Ajania fastigiata*. а — эпидермальные клетки; б — ослизняющиеся клетки; в — многоклеточный волосок; г — проводящая ткань; д — пучок механической ткани; е — макроскле- реиды; ж — гидроциты; з — эфирномасляный канал; и — воздушная полость в перикарпии; к — спермодерма; л — эпидермальные клетки спермодермы; м — остатки эндосперма.

ребер, 4—5 в межреберных участках) и появление признаков специализации: множества длинных многоклеточных волосков и на вершинах ребер по небольшой сосочковидной ослизняющейся клетке. Эпидермальные клетки перикарпия сравнительно крупные, толстостенные. Клетки мезокарпия слабо лигнифицированы и частично облитерированы. Проводящие пучки в ребрах мелкие, состоят из 2—3 элементов. Эндокарпий предста-



вляет собой слой макросклерид, удлиненных в радиальном направлении. Спермодерма состоит из 4 слоев клеток. Эпидермальные клетки с несколько утолщенными, слабо лигнифицированными стенками, по величине не отличаются от остальных клеток семенной кожуры.

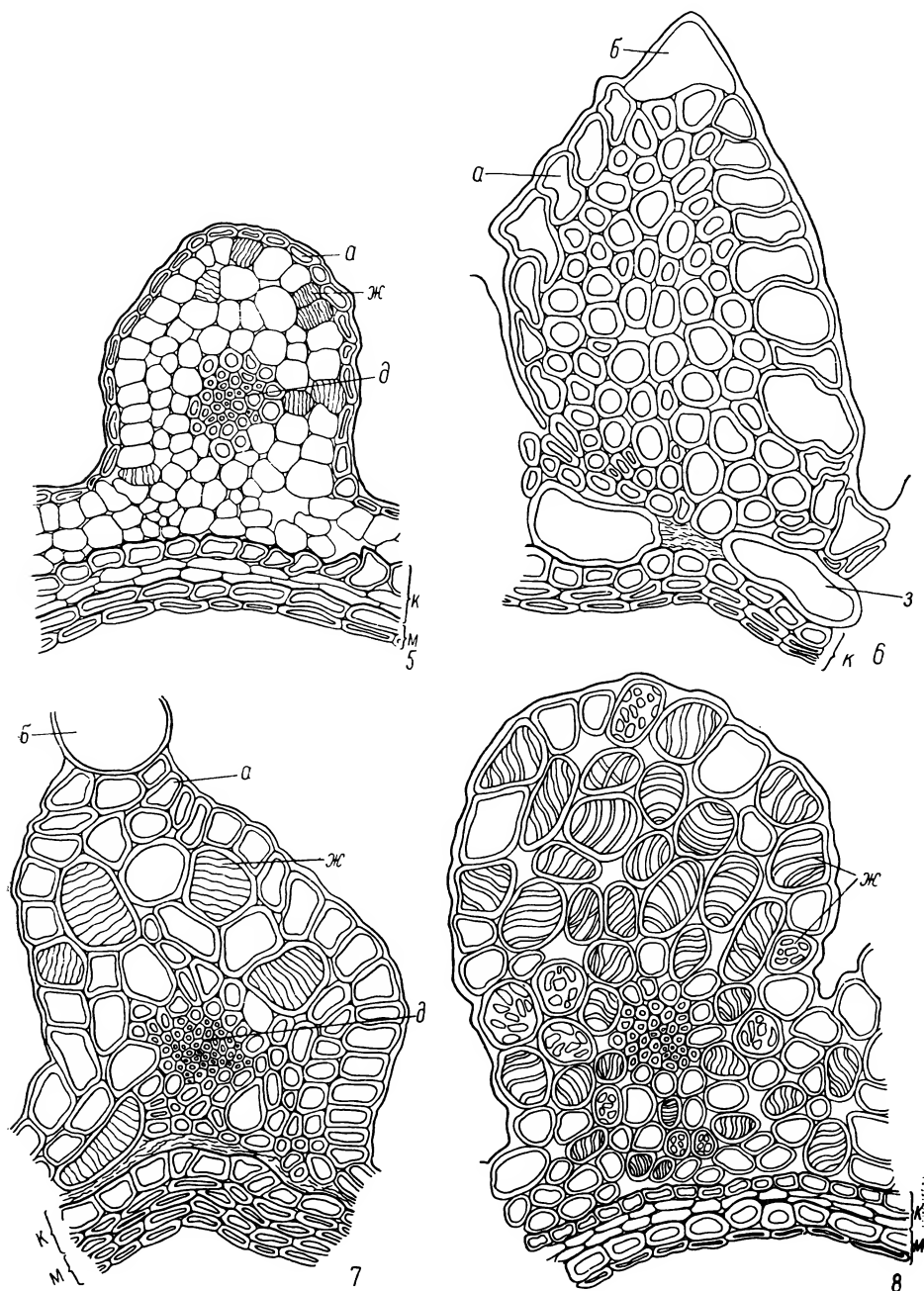


Рис. 2 (продолжение).

Семянки типа *Trichanthemis* (рис. 2, 4) (род *Trichanthemis*) имеют 5 крупных, хорошо выраженных или 12 слабо выраженных ребер. Число слоев перикарпия незначительное (9—14 в ребрах, 3—5 в межреберных участках). Эпидермальные клетки крупные, по толщине оболочек почти не отличаются от других клеток перикарпия. На вершинах имеются по 1—2, реже по 3 ослизняющиеся клетки. Поверхность семянки густо по-

крыта длинными простыми многоклеточными волосками. Имеются эфирно-масляные вместилища. В мезокарпии находится один пучок механической ткани, состоящий из большого числа элементов. У представителей этого типа спермодерма многослойная, хорошо сохраняющаяся, представлена

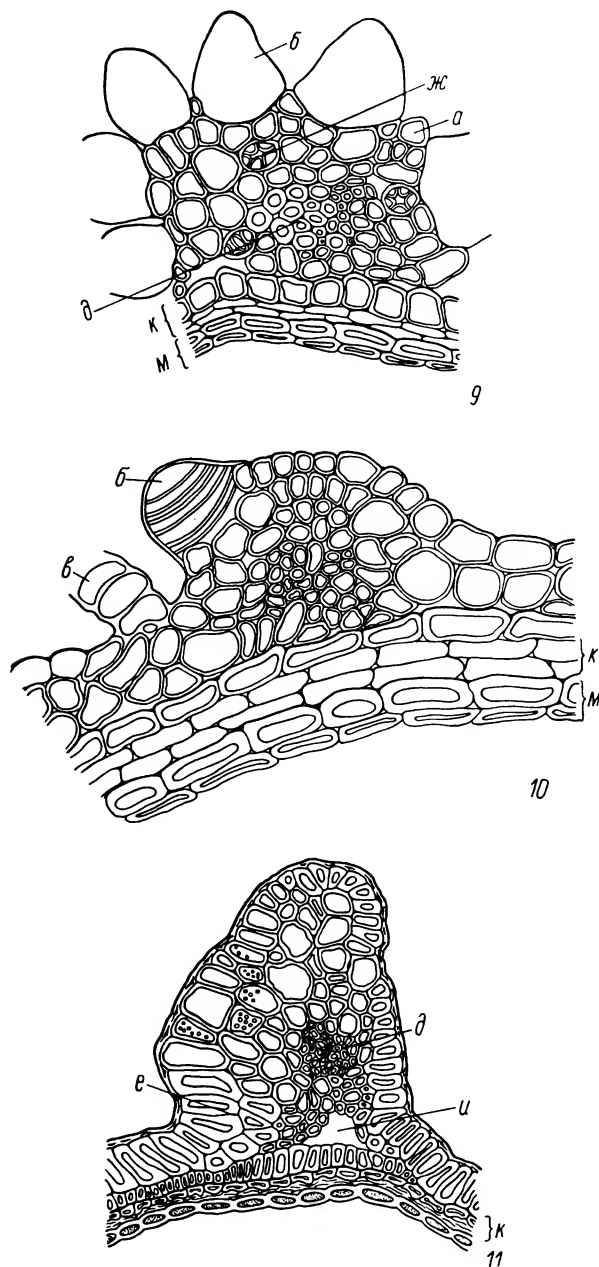


Рис. 2 (продолжение).

6—7 слоями; эпидермальный слой состоит из довольно мощных, удлиненных в радиальном направлении макросклерид.

От семян типа *Chrysanthemum* мы выводим еще одну ветвь, центральное место в которой занимает тип *Leucanthemella* (рис. 2, 5) (род *Leucanthemella*). Представители этого типа по структуре перикарпия имеют ряд общих черт с представителями типа *Tanacetum*: одинаковое количество слоев клеток перикарпия, характер строения механического пучка, отсутствие ослизняющихся клеток и многоклеточных волосков. Однако,

несмотря на некоторые сходные черты в строении перикарпия с типом *Tanacetum*, представители типа *Leucanthemella* резко отличаются хорошо развитым гидроцитным аппаратом. Спермодерма трехслойная. Эпидермальные клетки ее сравнительно небольшие, с лигнифицированными стенками. Сходство в структуре этих типов объясняется, по-видимому, происхождением их от общего предка.

От семянков типа *Leucanthemella* эволюция шла в двух направлениях. С одной стороны — к семянкам типа *Leucanthemum* (рис. 2, б), которые имеют 10 хорошо выраженных ребер. Перикарпий в ребрах состоит из 14—15, а в межреберных участках — из 2—3 слоев клеток. Эпидермаль-

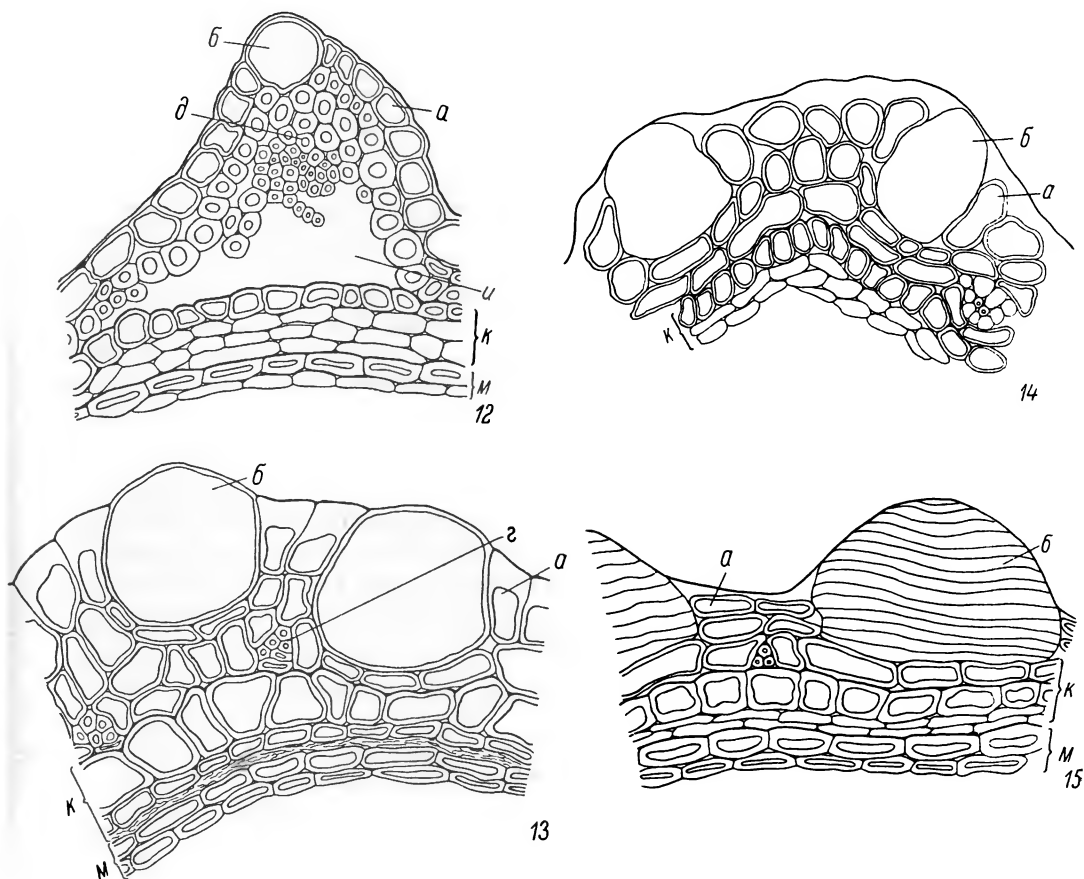


Рис. 2 (продолжение).

ные клетки крупные. Наблюдаются своеобразные треугольной формы ослизняющиеся клетки на вершинах ребер, довольно крупные эфирно-масляные вместилища, встречаются и гидроциты. Спермодерма у семян этого типа трехслойная, клетки ее несколько утолщены. Эпидермальные клетки слабо лигифицированы, но по величине клеток и толщине оболочек не отличаются сколько-нибудь заметно от остальных клеток спермодермы.

Другим направлением в изменении строения покровов семян является тип *Cancrinia* (роды *Cancrinia* и *Microcephala*), характеризующийся несколько большей по сравнению с *Leucanthemella* специализацией: сильнее выражена гидроцитная система и имеются ослизняющиеся клетки. Для представителей этого типа характерно смещение ребер на одну сторону семян. В этом типе мы различаем 2 подтипа: подтип *Cancrinia* и подтип *Microcephala*.

У представителей подтипа *Sanctinia* имеется 5—6 хорошо выраженных ребер. Перикарпий в ребре состоит из 12—18, а в межреберных участках

из 2—4 слоев клеток (рис. 2, 7), эпидермальные клетки обычно мельче клеток мезокарпия. Здесь наблюдается появление таких признаков, как развитая гидроцитная система (иногда гидроцитными оказываются почти все клетки перикарпия), ослизняющиеся клетки, небольшие железистые волоски. У представителей этого типа в ребрах заметна механическая ткань, большинство клеток которой обычно разрушено, вследствие чего в перикарпии образуются полости. Спермодерма состоит из 2—3 слоев клеток. Эпидермальные клетки спермодермы хорошо различимы, стенки их лигнифицированы.

У семян подтипа *Microserphala* (рис. 2, 8) имеются 5 крупных, хорошо выраженных ребер. В области ребра в перикарпии насчитывается 13—18, а в межреберных участках 2—4 слоя клеток. Эпидермальные клетки крупные, на стороне, лишенной ребер, они представлены небольшими округлой формы макросклереидами. Гидроцитная система выражена сильнее, чем у подтипа *Cancrinia*, хорошо заметны целые тяжи гидроцитных клеток. Ослизняющиеся клетки видны лишь на вершинах ребер. Спермодерма 2—3-слойная.

От типа *Cancrinia* эволюция шла в двух направлениях. С одной стороны возникали семянки типа *Tridactylina*, с другой стороны — семянки типа *Matricaria*.

К типу *Tridactylina* относится единственный представитель монотипного рода *Tridactylina* — *T. kirilowii* (Turcz.) Sch. Bip. (рис. 2, 9). Семянки этого вида имеют 5—6 хорошо выраженных ребер. Перикарпий в области ребра состоит из 7—11 слоев клеток, а в межреберных участках — из 2—3 слоев. В эпидермальном слое небольшие по величине клетки чередуются с довольно крупными ослизняющимися клетками в ребрах и в межреберных участках. Ослизняющихся клеток очень много. Как в ребрах, так и в межреберных участках несколько подавлено развитие гидроцитной системы, что, по-видимому, связано с общим сокращением слоев клеток, слагающих перикарпий. В перикарпии вблизи спермодермы видны небольшие полости. Элементы механической ткани разной величины, их клетки с довольно крупными полостями. Спермодерма трехслойная. Эпидермальные клетки ее сравнительно изодиаметрические, их стенки заметно толще, чем у остальных клеток спермодермы, пропитаны лигнином.

Производными типа *Cancrinia* являются и семянки типа *Matricaria* (род *Matricaria*), у которых 5—6 слабо выраженных ребер. Перикарпий в области ребра состоит из 6—7, а в межреберных участках из 2—3 слоев клеток (рис. 2, 10). В ребрах и в межреберных участках имеются довольно крупные ослизняющиеся клетки, но в меньшем числе, чем у *Tridactylina*. Эпидермальные клетки мелкие. Среди клеток перикарпия встречаются единичные гидроцитные клетки. Механический пучок небольшой. Иногда семянки представителей этого типа покрыты железистыми или простыми волосками. В ребрах над пучком встречаются крупные эфирномасляные каналы. Ослизняющиеся клетки имеются только на вершинах ребер. Спермодерма состоит из 2—3 слоев клеток. Эпидермальные клетки ее небольшие, несколько сплюснутые, с заметно утолщенными лигнифицированными стенками.

Непосредственным производным типа *Chrysanthemum* является тип *Tripleurospermum* (рис. 2, 11) (род *Tripleurospermum*), характеризующийся в основном тремя выраженными ребрами на семянках. Следует отметить, что у некоторых представителей этого типа имеется четвертое или пятое ребро, что несомненно указывает на происхождение его от типа, имеющего представителей с пяти и более реберными семянками, по-видимому, типа *Chrysanthemum*.

У типа *Tripleurospermum* наблюдается уменьшение числа слоев клеток в перикарпии, а также наличие признаков специализации (Ханджян, 1971). Особенно характерно для этого типа наличие слоев макросклерейд, встречающихся в типе *Chrysanthemum*, что также указывает на определенную связь между этими типами. Спермодерма у представителей этого типа сильно редуцирована.

От семянков типа *Chrysanthemum* можно представить образование группы типов, среди которых наиболее близким к *Chrysanthemum* является тип *Xylanthemum* (рис. 2, 12). Семянка у единственного представителя этого типа имеет 5 хорошо выраженных ребер. Перикарпий в ребре состоит из 11—12 слоев клеток, а в межреберных участках — из трех слоев. Эпидермальные клетки тонкостенные, крупные. На вершинах ребер имеются 1—2 ослизняющиеся клетки. Наблюдается уменьшение числа механических клеток по сравнению с типом *Chrysanthemum*, здесь эти клетки относительно тонкостенные. В данном случае имеет место редукция механических элементов, которые у предковых форм, по-видимому, были представлены мощными макросклереидами. Непосредственно на границе со спермодермой в перикарпии обычно находятся 2 полости. Проводящий пучок в ребре небольшой, состоящий из 2—3 элементов. Спермодерма трехслойная, эпидерма ее состоит из сравнительно небольших тонкостенных лигнифицированных клеток. Стенки эпидермальных клеток несколько утолщены.

Последующее совершенствование строения семянков этой ветви наблюдается у представителей типа *Dendranthema* (рис. 2, 13) (род *Dendranthema*). В семянках этого типа ребра почти не выражены или выражены чрезвычайно слабо. Эпидермальные клетки крупные, с сильным утолщением наружных стенок или с толстой кутикулой. На поверхности семянков встречаются небольшие железистые волоски. Проводящие пучки мелкие (из 5—6 элементов). Специализация семянков у представителей данного типа проявляется в уменьшении слоев клеток перикарпия, а также сильной редукции механических слоев элементов (их 2—3). Спермодерма 2—5-слойная. Эпидермальные клетки ее разнообразны по размерам и форме, оболочки слегка утолщены и пропитаны лигнином.

Близки по строению семянков к типу *Dendranthema* сеянки типа *Brachanthemum* (рис. 2, 14) (род *Brachanthemum*). Здесь наблюдается более сильная редукция слоев клеток в перикарпии (2—3 слоя). Ребра на поверхности семянков почти не выражены. Ослизняющиеся клетки крупные, в большом числе, кутикула толстая. Проводящие пучки небольшие, из 2—3 элементов. Спермодерма хорошо сохраняется, местами она толще перикарпия и состоит из 3—4 слоев клеток. Эпидермальные клетки ее небольшие, изодиаметрические, со слабо утолщенными оболочками.

Весьма близки по строению семянков к типам *Dendranthema* и *Brachanthemum* и сеянки типа *Ajania* (рис. 2, 15) (род *Ajania*). Ребра у семянков этого типа чрезвычайно слабо выражены, почти незаметны. Перикарпий редуцирован до 2—3 слоев клеток. Поверхность сеянки покрыта множеством крупных, округлых ослизняющихся клеток, чередующихся с обычными эпидермальными клетками. Кутикула толстая. Проводящие пучки в перикарпии состоят из небольшого числа элементов. Спермодерма 3—4-слойная. Эпидермальные клетки ее лигнифицированные, хорошо сохранившиеся, остальные слои сильно сдавлены и частично разрушены.

По строению перикарпия роды *Brachanthemum*, *Dendranthema*, *Ajania* довольно сходны. Это сходство выражается в сильном сокращении слоев, складывающих перикарпий, наличии крупных ослизняющихся клеток — дериватов клеток наружной эпидермы, мелких проводящих пучков из небольшого числа элементов и сравнительно хорошо сохранившейся спермодерме. Возможно, что все три рода по строению оболочки семянков следует рассматривать в объеме типа *Dendranthema*.

### Заключение

Анализ анатомического строения перикарпия подтверждает целесообразность выделения родов *Leucanthemella*, *Xylanthemum*, *Ajania* и ставят под сомнение существование рода *Spathipappus* и *Lepidolopsis*.

Сопоставляя данные по строению семянков представителей 20 родов сложноцветных, мы позволяем себе сделать заключение о том, что общей тенденцией во всех линиях эволюции перикарпия представителей под-

трибы *Chrysantheminae* следует считать редукцию и исчезновение ребер на поверхности семянки, сокращение числа слоев клеток перикарпия, редукцию и исчезновение механической ткани. Эти изменения отражают более глубокую дифференциацию перикарпия на ткани. У примитивных типов оболочки семян складываются исключительно из паренхимной и механической тканей; у специализированных типов наряду с этими тканями наблюдается возникновение гидроцитных клеток или специализированного аппарата — эфирномасляных вместилищ, простых и железистых волосков, ослизняющихся клеток и других специализированных структур. Во всех линиях эволюции в пределах изученной подтрибы в случаях наиболее высокой специализации структур перикарпия отмечается и редукция его до 2—3 слоев. При этом спермодерма сохраняется значительно лучше и представлена большим числом слоев, чем перикарпий. Это наблюдается у семян довольно специализированных типов, таких как *Brachanthemum*, *Dendranthema*, *Ajania*, *Trichanthesis* и др., что, по-видимому, следует объяснить координацией функций между перикарпием и спермодермой. В перикарпии развиваются эфирномасляные каналы и железистые волоски, служащие для впитывания влаги при прорастании семени. Перикарпий немногослойный и в нем отсутствует механическая ткань, а функции защиты при этом несет сравнительно многослойная и хорошо сохраняющаяся в зрелой семянке спермодерма с толстыми эпидермальными клетками.

Из сказанного можно заключить, что наличие многослойной спермодермы у *Asteraceae*, интерпретируемое рядом авторов как примитивный признак, не всегда является таковым. Несомненно, сохранность слоев спермодермы в зрелой семянке в ряде случаев коррелятивно связана с редукцией слоев перикарпия и специализацией его структур у довольно подвинутых в эволюционном отношении родов. В пределах подтрибы *Chrysantheminae* исходным и наиболее примитивным типом семян мы считаем такие, у которых при наличии довольно мощного перикарпия, несущего главным образом функции механической защиты, в зрелом семени сохраняется и спермодерма. Такие семянки встречаются у родов *Chrysanthemum*, *Leucanthemella*, *Tanacetum*. Наиболее специализированные покровы представлены немногослойным перикарпием, дифференцированным на ткани, и хорошо сохраняющейся спермодермой (роды *Trichanthesis*, *Matricaria*, *Dendranthema*, *Ajania*, *Brachanthemum*).

Таким образом, исследование анатомического строения семян подтверждает точку зрения систематиков о примитивности родов *Chrysanthemum*, *Leucanthemella*, *Tanacetum* s. l. и о специализации и эволюционной подвинутости родов *Trichanthesis*, *Matricaria*, *Dendranthema*, *Brachanthemum*, *Ajania*.

Приводится список 22 изученных видов.

#### СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ<sup>1</sup>

- Ajania pallasiana*. Низовья р. Уссури, 1859 : LE.  
*Brachanthemum kirghisorum*. Начало долины между горами и оз. Иссык-Куль, 1958, 35 700 : ERE.  
*Cancrinia chrysocephala*. Семиреченская область, Джунгарский Алатау, 1951, Цвелев : LE.  
*Cancrinia discoidea*, Нижнее течение р. Чартык, Голоскоков : LE.  
*Chrysanthemum coronarium*. 1928, 2778 : ERE.  
*Dendranthema zawadskii*. Краков, 1955, 266 817 : ERE.  
*Lepidolopha komarowii*. LE.  
*Lepidolopsis turkestanica*. 35 802 : ERE.  
*Leucanthemella serotina*. Цвелев : LEU.  
*Leucanthemum vulgare*. 1964. Аветисян, 81 792 : ERE.  
*Matricaria recutita*. Европа, 1939, Мельвил : LEU.  
*Microcephala subglobosa*. Карагандинская область, 1938, Грубов : LE.

<sup>1</sup> Названия видов приведены по «Флоре СССР».

*Microcephala lamellata*. Южный Казахстан, станция Таргачай, 1914, Спиридонов : LE.  
*Pyrethrum corymbosum*. Станция Рыздвяная Ставропольской губернии, 1906, Новопокровский : LE.  
*Spathipappus griffithii*. Средняя Азия, 1530 : LE.  
*Tanacetum vulgare*. 1916, Сапожников, Шишкин, 9454 : LE.  
*Trichanthesis karataviensis*. Алакульская впадина, 1959, Голоскоков, 9367 : LE.  
*Tridactylina kirilowii*. Цвелев, 3443 : LE.  
*Tripleurospermum inodorum*. Октемберянский район, каменистая полупустыня, 1959, Карапетян, Асланян : ERE.  
*Ugamia angrenica*. Средняя Азия, 1531 : LEU.  
*Waldheimia tomentosa*. Киргизская ССР, 1964, Судницына и Горбунов, 35823 : LE.  
*Xylanthemum fischeriae*. LEU.

## ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в сем. сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 2, Морфология и анатомия растений. — Гравировская Е. В. (1923). Очерк карпологической системы *Compositae*. Тр. Воронежск. унив., 1. — Зажурило К. К. (1935). Современные проблемы анатомии в карпологии. Тр. Воронежск. унив., VII : 281. — Зажурило К. К. (1936). Следы эволюции плодов в их анатомическом строении. Тр. Воронежск. унив., 9, 1. — Кнорринг О. Э., С. Г. Тамашян. (1953). Значение анатомических признаков в систематике сложноцветных. Бот. ж., 38, 6. — Мурадян Л. Г. (1967). Анатомическое строение семян некоторых представителей подтрибы *Chrysantheminae* (*Asteraceae*). Биол. ж. Армении, 20, 10. — Мурадян Л. Г. (1968). Анатомия плода представителей родов *Cnecrinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthesis* в связи с их систематикой. Биол. ж. Армении, 21, 10. — Мурадян Л. Г. (1970a). Уточнение объемов родов *Tanacetum* L. и *Xylanthemum* Tzvel. на основании карполого-анатомических признаков. Биол. ж. Армении, 23, 2. — Мурадян Л. Г. (1970b). Сравнительная анатомия семян представителей подтрибы *Chrysantheminae* семейства *Asteraceae* в связи с их систематикой и филогенией. Автореф. дисс. — Победимова Е. Г. (1961). Флора СССР, XXVI. — Поляков П. П. (1967). Систематика и происхождение сложноцветных. — Савченко М. И. (1949). Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* в сем. *Compositae*. — Тамашян С. Г. (1945). О ценности некоторых диагностических признаков в сем. зонтичных (признаки строения плода, признаки цветка и вегетативной сферы). Сов. бот., 13, 4. — Ханджян Н. С. (1971). Сравнительная анатомия плодов некоторых представителей рода *Tripleurospermum* Sch. Bip. Биол. ж. Армении, 24, 9. — Ханджян Н. С. (1972). Карполого-анатомические данные к систематике трибы *Anthemideae*. Тезисы докладов республиканской конференции молодых научных сотрудников по ботанике, физиологии и биохимии растений, посвященной 50-летию СССР. — Цвелев Н. Н. (1961). Флора СССР, XXVI. — Briquet E. (1916). Etudes carpologiques sur les genres des Composées. *Anthemis*, *Ormenis* et *Santolina*. Ann. Cons. Jard. Bot., 18—19, Geneve. — Dittrich M. (1966a). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen, 1. Bot. Jahrb., 88, 1. — Dittrich M. (1966b). Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen, Teil 2, 88, 2. — Dittrich M. (1968). Trichanatomische und zytologische Untersuchungen an einigen Arten der Gattungen *Rhaponticum* Adans und *Leuzea* DC. (*Compositae*) Österreich. Bot. Zeitschr., 115. — Kynčlová M. (1970). Comparative morphology of Achenes of the tribe *Anthemideae* Cass. (family *Asteraceae*) and its taxonomic significance. Preslia, 42, 1. — Lavialle M. P. (1912). Recherches sur la developpement de l'ovaire en fruit chez les composées. Ann. Sci. Nat., Bot., 9 ser., 15. — Pawlowsky B. (1934). *Tanacetum zawadskii* (Herb.) Pawl. dans les Pienines. Ochronie Przyrody pl. polon exc., 277 : 14.

Ереванский  
государственный университет.

Получено 2 X 1974.

## SUMMARY

Descriptions of 14 types of seed coat and fruit wall structures, distinguished on the basis of investigating 67 *Chrysantheminae* species, are given. Essential diagnostic characters of anatomical structure of fruit wall and seed coat are established. Primitive and advanced types of these structures are found out and the main directions of their evolution are determined. Some correlations between fruit wall structure and seed coat structure, manifested in coordination of their functions are discovered.

УДК 338.984.2 : 0001.2 : 581.9 (477)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух

О СОСТОЯНИИ И ПЕРСПЕКТИВАХ ИССЛЕДОВАНИЯ  
ФЛОРЫ УКРАИНЫYU. R. SHEL'YAG-SOSONKO, YA. P. DIDUKH. ON THE PRESENT  
STATE AND PROSPECTS OF UKRAINIAN FLORA INVESTIGATION

В работе обобщены результаты флористических исследований сосудистых растений Украины. Рассмотрена систематическая структура флоры, приведены семейственные и родовые спектры цветковых растений и дан их краткий анализ. Перспективы изучения флоры республики авторы видят в дальнейшем развитии критико-систематического, флорогенетического и флорографического направлений на основе принципов системного подхода и применения математических методов.

Развитие современной науки и глубокие и необратимые изменения биосферы вызывают необходимость правильной организации отношений человеческого общества со средой обитания. Это в свою очередь требует изучения законов формирования, развития и соотношения отдельных компонентов биосферы с целью рационального природопользования и научного вмешательства человека в природу.

Одним из ведущих компонентов биосферы является растительный мир, и это обстоятельство диктует необходимость изучения в различных аспектах флоры республики.

Изучение флоры республики было начато еще в прошлом столетии такими известными ботаниками, как В. Г. Бессер, А. С. Рогович, Х. Х. Стевен, В. М. Черняев, И. Ф. Шмальгаузен, а в начале XX века И. К. Пачоский, Г. Запалович, В. И. Талиев, Г. И. Ширяев и др. Но только в советское время благодаря исследованиям ведущих отечественных флористов и систематиков А. В. Фомина, В. И. Кречетовича, Е. И. Бордзиловского, Ю. Д. Клеопова, Е. М. Лавренко, Е. Д. Висюлиной, М. И. Котова, М. В. Клокова, А. И. Барбарича, Е. Н. Кондратюка, Ю. Н. Прокудина, Д. Н. Добровича и других была проведена полная и критическая инвентаризация видового состава растений республики, результатом чего явилось издание 12-томной «Флоры УРСР» (1936—1965) общим объемом 180 печатных листов. Основным исполнителем этого фундаментального труда — М. И. Котову, М. В. Клокову, Е. Д. Висюлиной, Д. Н. Добровича — в 1969 г. была присуждена Государственная премия УССР. Кроме того, на Украине вышел двумя изданиями «Визначник рослин України» (1950, 1965), первое издание которого было отмечено Государственной премией СССР. А. Л. Лыпа (1955, 1957) опубликовал двухтомный «Определитель деревьев и кустарников дикорастущих и культивируемых в УССР», Е. Н. Кондратюк (1960) — монографию «Дикоростучі хвойні України», а М. В. Клоков (1973) — монографию «Расообразование в роде тимьянов — *Thymus* L. на территории Советского Союза». Из региональных флористических сводок были изданы «Флора Крыма» (1927—1969) и «Определитель высших растений Крыма» (1972); сдан в печать «Визначник рослин Українських Карпат».<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Более детальный литературный обзор по вопросу изучения флоры республики дан М. И. Котовым и С. С. Харкевичем (1967).



На данном этапе изучения установлено, что во флоре Украины насчитывается 4938 видов сосудистых растений, которые относятся к 5 отделам (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*, *Pinophyta*, *Magnoliophyta*), 185 семействам и 1058 родам. Подавляющее большинство их составляют покрытосеменные (97.1%), среди которых на однодольные приходится 20.6% и двудольные — 79.4%. Сосудистые споровые и голосеменные играют незначительную роль (2.9%), что, по А. А. Гроссгейму (1936), характерно для флоры Земли в целом (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1  
Систематическая структура флоры Украины

Отдел	Число семейств		Число родов		Число видов	
	абсолютное	в %	абсолютное	в %	абсолютное	в %
<i>Lycopodiophyta</i>	4	2.18	4	0.38	12	0.2
<i>Equisetophyta</i>	1	0.54	1	0.09	9	0.2
<i>Polypodiophyta</i>	16	8.72	24	2.28	50	1.0
<i>Pinophyta</i>	6	3.24	19	1.75	72	1.5
<i>Magnoliophyta</i>	158	85.40	1010	95.5	4795	97.1

Флористическая пропорция, характеризующая исторический возраст флоры, для Украины равна 1 : 5.7 : 26.9 и является в целом типичной для территории Голарктики, в пределах которой она наиболее близка к флористической пропорции Средней Европы, равной, по данным А. Р. Мешкова (1953), 1 : 6.0 : 29.0, и несколько отличается от таковой континентального Китая (по В. Шаферу (1956) она равна 1 : 6.0 : 19.0), что полностью согласуется с выводами Е. М. Лавренко (1938, 1951) о происхождении и возрасте рассматриваемой флоры.

Показательно также соотношение видового состава 10 наиболее богатых видами семейств (табл. 2), характеризующее общую систематическую структуру флоры, количественные отношения которой, по-видимому, отражают существенные ботанико-географические закономерности региона, к которому принадлежит исследуемая территория (Толмачев, 1970б).

ТАБЛИЦА 2  
Семейственный флористический спектр флоры Украины

Семейство	Число родов		Число видов	
	абсолютное	в %	абсолютное	в %
<i>Asteraceae</i>	121	12.0	848	17.6
<i>Poaceae</i>	94	9.3	514	10.7
<i>Fabaceae</i>	48	4.8	295	6.2
<i>Rosaceae</i>	40	4.0	270	5.6
<i>Lamiaceae</i>	40	4.0	200	4.2
<i>Caryophyllaceae</i>	32	3.2	176	3.7
<i>Ranunculaceae</i>	23	2.3	150	3.1
<i>Apiaceae</i>	66	6.6	146	3.0
<i>Brassicaceae</i>	64	6.4	146	3.0
<i>Cyperaceae</i>	17	1.7	145	3.0

Из приведенных в табл. 2 данных видно, что характерной чертой флоры республики, как и Голарктического царства в целом (Гроссгейм, 1936), является доминирование немногочисленных семейств. Так, три наиболее богатых видами семейства составляют 34.5% от общего числа видов флоры Украины. Для других территорий Голарктического царства этот показа-

тель равен: СССР — 36%; европейской части СССР — 35.2% (Малышев, 1972а); Польши — 26%; Литовской ССР — 24.2% (Толмачев, 1970б); Кавказа — 33% (Малышев, 1972а); Сирии — 32.3%; Египта — 33.2%; Алжира — 33.2% (Заки, Шмидт, 1973), тогда как для отдельных территорий Палеотропического царства он равен 21% (Толмачев, 1970б). Десять наиболее богатых видами семейств составляют 60.1% от общего числа видов флоры Украины. Для сравнения можно отметить, что этот же показатель для СССР равен 64.7%, для европейской части СССР — 62.6% (Малышев, 1972а), для разных территорий Палеотропического царства он равен 40—42%, а Неотропического — 30—35% (Толмачев, 1970б). Такое изменение данного показателя соответствует известному правилу Декандоля, согласно которому, чем богаче видами флора, тем большее число семейств следует учитывать, чтобы была охвачена половина ее видового состава.

Семейство, занимающее в спектре флоры Украины первое место, занимает его же и во флористическом спектре различных регионов Голарктики в целом (Малышев, 1972а). Второе—шестое и особенно последующие места в таблице принадлежат семействам, положение которых менее определено и изменяется в зависимости от влияния флоры более узкого региона. Так, несмотря на небольшую территорию Южного Крыма, относящегося, по А. Л. Тахтаджяну (1970), к Древнесредиземноморскому подцарству, влияние его флоры на флористический спектр республики значительно. Это выявляется при сопоставлении рассматриваемого флористического спектра Крыма с таковыми других территорий, например для сем. *Fabaceae*, которое в Горном Крыму занимает второе место, на Украине — третье, а на соседних территориях Польши или Белоруссии, по данным А. И. Толмачева (1970б), Н. В. Козловской и В. И. Парфенова (1972), только седьмое. Наоборот, сем. *Cyperaceae* по числу видов в Горном Крыму не входит в число первых десяти семейств, во флоре Украины оно занимает десятое место, во флоре Польши — четвертое, во флоре Белоруссии — третье и во флоре Литвы — второе (Толмачев, 1970б; Козловская, Парфенов, 1972).

Более полно внутреннюю структуру флоры республики и ее специфические особенности отражает родовой флористический спектр (табл. 3), данные которого говорят о том, что число политипических родов, содержащих более 30 видов, в рассматриваемой флоре достигает 22, а содержащих более 50 видов — 6.

ТАБЛИЦА 3  
Родовой флористический спектр флоры  
Украины

Род	Число видов	Род	Число видов
<i>Hieracium</i>	156	<i>Veronica</i>	54
<i>Carex</i>	98	<i>Astragalus</i>	48
<i>Centaurea</i>	68	<i>Euphorbia</i>	47
<i>Galium</i>	58	<i>Allium</i>	44
<i>Rosa</i>	55	<i>Dianthus</i>	43

При этом, как видно из приведенных в табл. 3 данных, политипичностью характеризуются как бореальные и суббореальные, так и Древнесредиземноморские роды. Это свидетельствует, что флора Украины состоит из двух основных комплексов — суббореального и древнесредиземноморского.

Рассмотренные выше данные были получены в результате общего изучения систематических таксонов в пределах Украины, но они, как подчеркивает Толмачев (1970б), являясь конгломеративным объединением флор различных регионов, не могут быть использованы для сопоставления с фло-

рами более мелких регионов (областей, округов). Это тормозит познание внутренней сущности флор, а также выявление ботанико-географических закономерностей их формирования и развития. В связи с этим возникает вопрос об исследовании флор отдельных более мелких естественных регионов республики. Проведенные в последние годы в этом направлении исследования позволили описать несколько десятков новых узколокальных видов, диагнозы которых даны в подготовленном к печати первом выпуске сборника «Новости систематики высших и низших растений». Вместе с тем наличие во флоре Украины полиморфных широкоареальных видов привело к тому, что был описан ряд локальных видов без достаточного учета морфолого-генетической изменчивости, имеющей место в природе.

Как показала харьковская школа систематиков Ю. Н. Прокудина (1967, 1970, 1973), применив комплексные методы оценки видов, имеют место случаи, когда в ранг вида возводятся наследственно не закрепленные формы. В связи с этим назрела необходимость пересмотра некоторых систематических групп флоры Украины на новой методической основе.

Применение метода конкретных флор помогло не только уточнить видовой состав флор отдельных регионов, но и дало возможность О. Н. Дубовик, М. В. Клокову и А. Н. Красновой (1973) разработать первую схему флористического районирования Лесостепи и Степи УССР, включающую 12 районов. Из них флора семи районов изучена детально, а флора пяти районов (а также Крыма и широколиственной зоны) в этом плане еще не изучена.

Проведенная на первом этапе инвентаризация флоры Украины позволила выявить редкие, реликтовые и эндемические виды и начать разработку теоретических основ их охраны. Этому вопросу был посвящен ряд обобщающих работ (Котов, 1964; Чопик, 1970а, б; Заверуха, 1971; Шеляг-Сосонко, 1973), в которых приводятся данные о 250 видах, заслуживающих индивидуальной охраны. В перспективе после изучения флор всех флористических районов на расовом уровне их число возрастет и, по-видимому, будет составлять примерно 450 видов.

Выполненными исследованиями было установлено, что флора Украины содержит несколько сотен видов, которые используются или могут быть использованы как сырье для фармацевтической, пищевой и других отраслей промышленности. По этим вопросам только за последние годы было опубликовано три монографии: З. Ф. Катина, Д. С. Ивагин, М. И. Анисимова (1965) «Дикоростучі лікарські рослини УРСР»; М. И. Котов, С. В. Гончаров, Е. Д. Карнаух, С. С. Морозюк (1969) «Ефіроолійні рослини України»; А. И. Барбарич, О. М. Дубовик, Д. В. Стрелко (1973) «Жироолійні рослини України». Тем не менее и в этом отношении флора Украины изучена еще далеко не полно.

Большая работа проделана по изучению сорняков Украины. Результаты ее обобщили в коллективной монографии М. И. Котов, Г. О. Кузнецова, Е. Д. Висюлина, Д. М. Доброчаева, В. В. Протопопова, И. А. Макодзба и др. «Бур'яни УРСР та заходи боротьби з ними» (1969). Положено начало изучению адвентивной флоры Украины. Основные результаты этих исследований опубликованы В. В. Протопоповой (1973) в монографии «Адвентивні рослини Лісостепу і Степу України».

Таким образом, проделана большая, но далеко еще не исчерпавшая себя работа по инвентаризации флоры Украины, получившая во многочисленных выступлениях, рецензиях и обзорах (Данилова и др., 1967; Старостин, 1967; Камелин, 1969б, и др.) высокую оценку.

Дальнейшее развитие исследований в этой области должно основываться на принципах системного подхода с использованием новых комплексных методов познания и широким применением аппарата математики (Лавренко, Федоров, 1970; Ситник, 1970). Это даст возможность перейти от познания внешней морфологической стороны флоры к познанию ее структуры, т. е. ее организации, и тем самым осуществить переход от разнообразных эмпирических построений к теоретическим обоснованным систе-

мам-синтезам. Методологическое значение системного подхода в изучении флоры заключается в ориентации исследований на вычленение построения системы и анализа различных типов связей изучаемых систем, что является главной теоретической целью. В этом направлении изучение флоры республики практически еще не начато, в связи с чем можно в значительной мере лишь постулировать самые общие положения, вытекающие из самой сущности системного подхода. Предпосылкой к этому, дающей возможность накопления фактического материала и осуществления первого этапа синтеза в изучении морфологической, функциональной и генетической структуры флоры, является, на наш взгляд, развитие в ближайшие годы критико-систематического, флорографического, флорогенетического изучения флоры республики.

Инициальным элементом флоры является вид или во многих случаях часть его популяций. Понимание вида как биологической системы, состоящей из совокупности популяций, вызывает необходимость всестороннего комплексного или биосистематического его изучения (Завадский, 1968; Майр, 1968, 1974; Тимофеев-Рессовский и др., 1973), что ведет к отказу от взгляда на вид как монолитное образование и к переходу от монотипических позиций к политипическим. В связи с этим неизбежно возникает необходимость пересмотра таксономического ранга многих форм, описанных за последние десятилетия в качестве самостоятельных видов и представляющих собой расы полиморфных видов, установленных главным образом только по морфологическому и географическому параметрам (Тахтаджян и др., 1965), что в настоящее время является уже недостаточным. Поэтому, как совершенно правильно подчеркивает С. К. Черепанов (1973), ключ к решению этой проблемы лежит в разработке объективных видовых критериев применительно к разным типам биологических отдельностей. Это возможно осуществить только на основе всестороннего системного подхода к виду с использованием новых методик и анализа массового материала.

Флорографические исследования предполагают изучение элементов и структур как флоры Украины в целом, так и отдельных составляющих ее элементарных флор, представляющих собой, по Толмачеву (1931; 1941; 1970а), совокупность видов, действительно обитающих в районе, в пределах которого они комбинируются в зависимости от внешних условий. Сравнительный анализ элементарных флор на основе количественных методов (Мальшев, 1972б, 1973; Ребристая, Шмидт, 1972; Галанин, 1973; Заки, 1973) позволит установить богатство, различие, сходство, контрастность и другие количественные параметры флор, а также активность, сопряженность, эколого-ценотическую амплитуду и оптимум ее элементов. Все это необходимо для решения вопросов происхождения, формирования, возраста и структуры флоры Украины, а также для разработки теоретических основ и схем детального флористического районирования территории республики. Необходимым условием выполнения этих работ является картирование ареалов видов флоры Украины, в направлении чего делаются только первые шаги. Очевидно, как считает Толмачев (1965), в первую очередь необходимо картировать ареалы: 1) эдификаторов и доминантов наиболее распространенных, а также реликтовых и эндемических ценозов; 2) видов, по которым проводятся критико-систематические работы монографического характера; 3) растений, характерных для определения флористических комплексов; 4) видов, представляющих практический интерес для определенных отраслей народного хозяйства.

В результате проведенных флорографических исследований станет возможным создание новых республиканских определителей растений и региональных для Полесья, Подолии, Донбасса и окрестностей больших городов: Киева, Харькова, Львова, Одессы, Днепропетровска, в них испытывается большая потребность.

Надлежит осуществить флорогенетическое изучение флоры республики в непосредственной связи с изучением филогенетических связей и фитоценотических отношений между отдельными видами. Изучение этих отно-

шений и флорогенеза должно основываться на данных о фитоценоциклах (Овчинников, 1955) и биологической активности видов (Юрцев, 1968). Последняя служит критерием преуспевания видов в ценозах и отражает степень соответствия видов эколого-ценотическим условиям существования; предполагается, что именно на эти данные будет опираться исследование происхождения и эволюции флор. Как считает Р. В. Камелин (1969а, 1973), выяснение соотношения, сходства и различия различных структур родственных групп видов дает возможность выделить флористические комплексы, представляющие собой, очевидно, элементарные флорогенетические системы (Попов, 1963) и реликтовые типы флор. Сравнительный анализ элементарных флористических систем приблизит нас к расшифровке генетической структуры флоры, на основе которой станет возможной разработка генетической классификации ее элементов, комплексов и регионов.

Большие перспективы открываются и в изучении прикладных аспектов изучения и освоения флоры республики и вопросов ее охраны. Далеко не изучены еще потенциальные возможности флоры как источника сырья для фармацевтической, текстильной и пищевой отраслей промышленности. В этом направлении первоочередными задачами являются: 1) поиски новых источников растительных ресурсов и дальнейшее изучение флоры республики с целью выявления нового ценного сырья; качественная и количественная оценка современного состояния различных сырьевых групп растений; 2) разработка наиболее рациональных методов использования, сохранения и восстановления растительного сырья; 3) составление карт распространения растений и запасов естественного сырья, а также разработка проблемы введения в культуру наиболее ценных в сырьевом отношении видов и 4) разработка научной теории использования и определения значимости растительных ресурсов как одного из компонентов естественной среды.

Актуальность разработки теоретических и практических основ охраны растительного мира не вызывает сомнений и диктуется тем, что последний является компонентом, определяющим динамическое равновесие планетарной экосистемы.

Проблема динамического равновесия ставит две задачи перед исследователями. Во-первых, должны быть найдены оптимальные соотношения между заповедной, естественной и трансформированной растительностью; во-вторых, должны быть выявлены виды и ценозы, требующие защиты, и разработаны перспективные планы их охраны с целью сохранения всего генофонда Украины как путем территориальной охраны растений и растительного покрова, так и путем индивидуальной охраны видов. В связи с тем что Украина является высокоразвитой в промышленном отношении республикой с высокой плотностью населения, влияние техногенного фактора на ее флору сказывается особенно сильно и в дальнейшем будет усиливаться. Это создает потенциальную угрозу исчезновения ряда видов. Поэтому возникает настоятельная необходимость в увеличении сети заповедников и заказников. Сеть заповедных территорий должна быть флористически репрезентативной, что позволит сохранить от вымирания отдельные виды и комплексы видов всех биографических зон (Лавренко, Федоров, 1970; Стойко, 1973).

Для обеспечения видовой охраны флоры Украины необходимо создать специальную службу, в задачу которой входило бы изучение исчезающих видов, исследование влияния техногенного и связанных с ним факторов на их численность, изучение динамики ареалов растений, а также разработка конструктивных мероприятий по их охране.

Только научно обоснованный подход к проблеме взаимодействия человека и флоры, при котором обеспечивалось бы ее использование с целью удовлетворения всех потребностей общества без нарушения существующего равновесия природной среды, сможет обеспечить сохранение всего генофонда растительного мира республики.

Таким образом, перспективы исследования флоры Украины мы видим в изучении ее структуры, происхождения и формирования, а также в дальнейшей инвентаризации ее видового состава на основе комплексного анализа ее таксонов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барбарич А. И., О. М. Дубовик и Д. В. Стрелко. (1973). Жиро-  
олійні рослини України. — Визначник рослин України. I изд.  
(1950); II изд. (1965). — Галанин А. В. (1973). Эколого-ценотические элементы  
конкретной флоры (их выделение и анализ). Бот. ж., 58, 11. — Гроссгейм А. А.  
(1936). Анализ флоры Кавказа. — Данилова М. Ф., О. В. Заленский,  
Е. М. Лавренко, М. С. Яковлев. (1967). Развитие ботанической науки  
в Советском Союзе за 50 лет. Бот. ж., 52, 10. — Дубовик О. Н., М. В. Кло-  
ков, А. Н. Краснова. (1973). Флористические историко-географические районы  
Степной и Лесостепной Украины. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. — Завад-  
ский К. М. (1968). Вид и видообразование. — Заверуха Б. В. (1971). Бере-  
жигіть рідкісні рослини. — Заки М. А. (1973). Количественная характеристика флор  
Южного Средиземноморья. Автореф. дисс., ЛГУ. — Заки М. А., В. М. Шмидт.  
(1973). О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. Вестн.  
ЛГУ, 9. — Камелин Р. В. (1969a). О некоторых основных проблемах флорогене-  
тики. Бот. ж., 54, 6. — Камелин Р. В. (1969b). Новый этап флористических ис-  
следований в СССР. Бот. ж., 54, 10. — Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический  
анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Катина З. Ф., Д. С. Ива-  
шин, М. И. Анисимова. (1965). Дикорастущі лікарські рослини УРСР. — Кло-  
ков М. В. (1973). Расообразование в роде тимьянов — *Thymus* L. на территории  
Советского Союза. — Козловская Н. В., В. Н. Парфенов. (1972). Хо-  
рология флоры Белоруссии. — Кондратьев Е. М. (1960). Дикорастущі хвойні  
України. — Котов М. И. (1964). Рідкісні та ендемічні види флори України і необ-  
хідність їх охорони. В сб.: Охороняйте рідну природу. — Котов М. И., С. В. Гон-  
чаров, Е. Д. Карнаух, С. С. Морозюк. (1969). Ефіроолійні рослини  
України. — Котов М. И., Г. О. Кузнецова, Е. Д. Вісюліна,  
Д. М. Доброчаева, В. В. Протопопова, І. А. Макадзєба та  
інш. (1969). Бур'яни УРСР та заходи боротьби з ними. — Котов М. И.,  
С. С. Харкевич. (1967). Досягнення у вивченні флори, систематики вищих рослин  
і рослинних ресурсів на Україні. Укр. бот. ж., 24, 5. — Лавренко Е. М. (1938).  
История флоры и растительности СССР по данным современного распространения  
растений. Растительность СССР, I. — Лавренко Е. М. (1951). Возраст ботаниче-  
ских областей внутропической Евразии. Изв. АН СССР, сер. географ., 2. — Ла-  
вренко Е. М., Ал. А. Федоров. (1970). Состояние и перспективы развития бо-  
танической науки в СССР. Бот. ж., 55, 3. — Лыпа А. Л. (1955, 1957). Определитель  
деревьев и кустарников дикорастущих и культивируемых в УССР. 1 и 2. — Майр Э.  
(1968). Зоологический вид и эволюция. — Майр Э. (1974). Популяции, виды  
и эволюция. — Малышев Л. И. (1972a). Флористические спектры Советского  
Союза. В сб.: История флоры и растительности Евразии. — Малышев Л. И.  
(1972b). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследова-  
ниях. Бот. ж., 57, 2. — Малышев Л. И. (1973). Флористическое райониро-  
вание на основе количественных признаков. Бот. ж., 58, 11. — Мешков А. Р.  
(1953). Очерк истории флоры и растительности Черноземного центра. Изв. Воронежск.  
пединст. Географ. факульт., 13, 1. — Овчинников П. Н. (1955). Основные  
направления видообразования в связи с происхождением типов растительности. Тр.  
АН ТаджССР, 31. — Определитель высших растений Крыма.  
(1972). — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. — Прокудин Ю. М.  
(1967). Про критичний перегляд нових видів, описаних з флори УРСР. Укр. бот. ж.,  
24, 2. — Прокудин Ю. Н. (1970). Опыт комплексного применения различных  
методов при таксономическом изучении дикорастущих злаков. Бот. ж., 55, 3. — Про-  
кудин Ю. Н. (1973). О комплексном биосистематическом изучении внутривидовой  
изменчивости дикорастущих злаков. Тез. докл. V делегатск. съезда ВБО. — Про-  
топова В. В. (1973). Адвентивні рослини Лісостепу і Степу України. — Реб-  
ристая О. В., В. М. Шмидт. (1972). Сравнение систематической структуры  
флор методом ранговой корреляции. Бот. ж., 57, 11. — Ситник К. М. (1970).  
Завдання ботаніки в світлі лєнінських ідей про розвиток науки. Укр. бот. ж., 27,  
2. — Старостин Б. А. (1967). Систематика растений и флористика. В кн.:  
Развитие биологии в СССР. — Стойко С. М. (1973). Научные основы охраны флоры  
и растительности путем заповедания. Тезисы докл. V делегатск. съезда ВБО. — Тах-  
таджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Тах-  
таджян А. Л., А. И. Толмачев, Ан. А. Федоров. (1965). Изучение  
флоры СССР, достижения и перспективы. Бот. ж., 50, 10. — Тимофеев-Ре-  
совский Н. В., А. В. Яблоков, Н. В. Готов. (1973). Очерк учения  
о популяции. — Толмачев А. И. (1931). К методике сравнительно-флористи-  
ческих исследований. Ж. русск. бот. общ., 16, 1. — Толмачев А. И. (1941).  
О количественной характеристике флор и флористических областей. Тр. Сев. базы  
АН СССР, 8. — Толмачев А. И. (1965). Теоретические и практические задачи

географии растений. В кн.: Проблемы современной ботаники, I. — Толмачев А. И. (1970a). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, 9. — Толмачев А. И. (1970b). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, 15. — Флора Крыма. (1927—1969). I—III. — Флора УРСР. (1936—1965). I—XII. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» I—XXX. — Чопик В. И. (1970a). Рідкісні рослини України. — Чопик В. И. (1970b). Наукові основи охорони рідкісних видів флори України. Укр. бот. ж., 27, 6. — Чопик В. И. (1972). Флора и технический прогресс. Бот. ж., 57, 3. — Шафер В. (1956). Основы общей географии растений. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1973). До питання про індивідуальну охорону видів рослин на Україні. Укр. бот. ж., 30, 2. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята.

Институт ботаники  
имени Н. Г. Холодного  
Академии наук Украинской ССР,  
Киев.

Получено 24 V 1974.

# S U M M A R Y

As the result of the studying of the Ukrainian flora a number of generalizing works and monographs has been published. It has been found that the flora of vascular plants counts 4938 species, pertaining to 1058 genera, 185 families and 5 divisions, of which the angiosperms amount to 97.1% and vascular cryptogamous and gymnosperms — to 2.9%. The floristic ratio is 1 : 5.7 : 26.9. The three most specifically rich families (*Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*) make 34.5% and 10 families — 60.1% of the total number of species in the flora of the Ukraine. The number of polytypic genera, containing more than 50 species reaches 6, and containing more than 30 species — 22 names.

The further development of floristic studies on the basis of systemic approach and usage of quantitative methods will possibilitate more profound critical-systematic, florographic and florogenetic flora exploration. Investigation of concrete floras and their comparison with such of other regions will enable us to discover the structure, the origin and the formation of floras, as well as to study the problems of their protection and rational use.

УДК 582.26 : 621.3.038 : 628.113 (282.247.41)

И. М. Балонов, Г. В. Кузьмин

# ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВИДОВ РОДА *MALLOMONAS* PERTY (*CHRYSTOPHYTA*) ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА. I. SERIES TRIPARTITAE HARRIS ET BRADLEY

I. M. BALONOV, G. V. KUZMIN. ELECTRON MICROSCOPIC  
STUDY OF THE GENUS *MALLOMONAS* PERTY (*CHRYSTOPHYTA*)  
FROM RESERVOIRS OF THE VOLGA CASCADE. I. SERIES TRIPARTITAE  
HARRIS ET BRADLEY

Изложены результаты электронно-микроскопического изучения 5 видов и 3 разновидностей (из них 5 таксонов новые для флоры СССР) золотистых водорослей рода *Mallomonas* Perty из серии *Tripartitae* Harris et Bradley, обитающих в водохранилищах бассейна Волги. Устранена синонимика, уточнены и дополнены диагнозы изученных видов и разновидностей.

Род *Mallomonas* Perty — самый обширный среди золотистых водорослей и по современным данным насчитывает свыше 100 видов и разновидностей. В СССР, по нашим подсчетам, пока найдено 39 действительных таксонов, из которых в р. Волге и ее водохранилищах с помощью светового микроскопа обнаружено 15 (Кузьмин, 1972).

Недостаточная флористическая изученность этого рода у нас в стране объясняется не только (и не столько) малочисленностью специалистов,

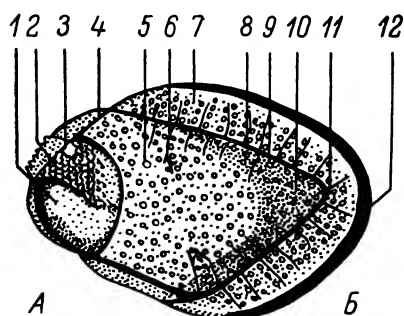


Рис. 1. Схема строения чешуйки *Mallomonas*.

А — дистальный; Б — проксимальный конец чешуйки. 1 — купол; 2 — гребни купола; 3 — пора купола; 4 — фронтальный край; 5 — щит; 6 — ребра щита; 7 — кромка; 8 — радиальные ребра кромки; 9 — ребра V-фигуры; 10 — капюшон V-фигуры; 11 — угол V-фигуры; 12 — ободок кромки.

сколько трудностью исследования и определения видов, тонкая структура строения панциря и чешуек которых лежит за пределом разрешающей способности оптических микроскопов. В связи с этим А. М. Матвиенко (1965) указывает, что на современном этапе развития систематики род *Mallomonas* Perty требует новой монографической обработки с обязательным применением электронного микроскопа. Авторы, следуя советам и ценным указаниям А. М. Матвиенко при обработке материала, собранного по каскаду волжских водохранилищ, применили электронный микроскоп для определения видов рода *Mallomonas*.

Поскольку современная систематика рода базируется исключительно на морфологическом строении чешуек и шипов, мы приводим рисунок чешуйки с русифицированными названиями основных морфологических частей (рис. 1).

Ниже следует описание изученных таксонов.



Series *Tripartitae* Harris et Bradley, 1960 : 752. Некоторые или все чешуйки несут шипы. Чешуйки вогнутые и тонкие. Шипоносные чешуйки имеют хорошо развитый купол, щит и кромку с ободком. Контуры чешуек при рассматривании поверхности панциря живой клетки не ромбовидные.

1. *Mallomonas acaroides* Perty emend. Fott, Perty, 1852 : 170, tab. XIV, fig. 19 a—c; Fott, 1962 : 78, tab. I, IIa.

Клетки удлинено-овальные или яйцевидные, 10—45 мкм дл. и 7—23 мкм шир. Чешуйки эллиптические, трехраздельные, лежат поперек тела в косых рядах. Купол гладкий, мелкоперфорированный, с одним гребнем. V-фигура с массивными асимметричными ребрами. Радиальные ребра кромки хорошо выражены. Ребра щита короткие или длинные, не образуют полигональной сети. Все чешуйки мелко ареолированы, с диаметром пор 0.07 мкм, до 10 перфораций на 1 мкм. Шипы двух типов: шлемовидные и пиловидные.

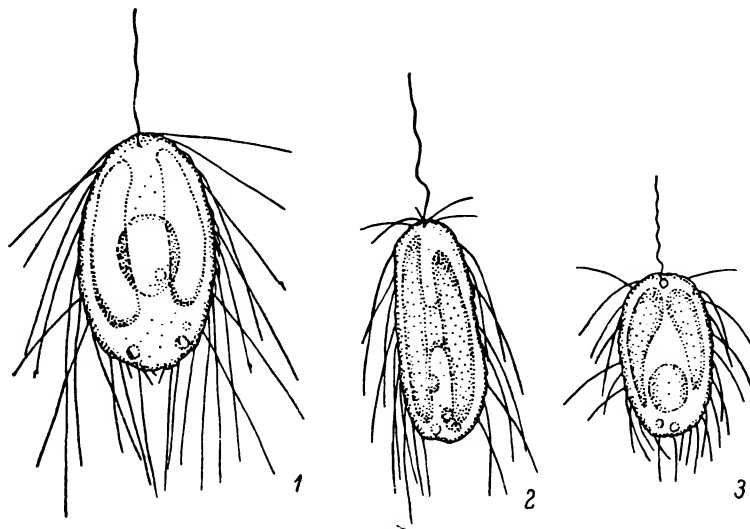


Рис. 2. Виды *Mallomonas*.

1 — *M. crassiquama* (Asmund) Fott; 2 — *M. monograptus* Harris et Bradley;  
3 — *M. striata* Asmund.

Var. *acaroides*.

Syn.: *M. acaroides* var. *galeata* Harris et Bradley, 1960 : 755, fig. 9—12; tab. I, fig. 2—5, 7.

Все чешуйки несут только шлемовидные шипы, дл. до 35 мкм. Размеры чешуек — 5.2—8.0 мкм дл. и 3.5—5.0 мкм шир. (табл. I, 1—3).<sup>1</sup>

Место обитание: лужи, ямы, карьеры, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Рыбинского и Шекснинского водохранилищ. Весной и осенью — единично.

Общее распространение: СССР (Голлербах, Красавина, 1974); Чехословакия (Fott, 1955, 1962); Англия (Harris, Bradley, 1960); Исландия (Bradley, 1964).

Var. *echinospora* (Nygaard) Fott, 1962 : tab. IIb.

Syn.: *M. pediculus* var. *echinospora* Nygaard, 1949 : 122, fig. 66; Asmund, 1959 : 35, fig. 31—33.

Все чешуйки несут только остроконечно-пиловидные шипы до 30 мкм дл. Чешуйки 4—8 мкм дл. и 3.5—5.5 мкм шир. Перфорированность щита более упорядочена (табл. I, 4, 5).

Место обитание: озера, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского водохранилища. Весной и осенью — редко.

<sup>1</sup> Фотографии водорослей получены И. М. Балоновым на электронном микроскопе «Тесла-613», см. вклейки I—IV.

Общее распространение: Дания (Asmund, 1959).

Вариация приводится для СССР впервые.

Var. *striatula* Asmund, 1959 : 28, fig. 27—29.

Чешуйки несут шипы двух типов: остроконечно-пиловидные и шлемовидные, причем последних значительно меньше. Чешуйки 5.5—7.0 мкм дл и 3.5—4.0 мкм шир. Ребра щита более спрямлены, чем у типа (табл. I, 6, 7).

Местообитание: пруды, озера, водохранилища и реки.

Местонахождение: в планктоне Угличского, Шекснинского, Рыбинского, Горьковского, Саратовского водохранилищ и в притоках Волги (Ока и Керженец). Весной и осенью — довольно часто, летом — единично.

Общее распространение: Дания (Asmund, 1959).

Вариация приводится для СССР впервые.

Var. *inermis* Fott, 1962 : 79, tab. III.

Syn.: *M. tonsurata* var. *alpina* (Pascher et Ruttner) Krieger sensu Fott, Fott 1955 : 280, tab. 5.

Шипы остроконечно-пиловидные, но расположены только на передней части панциря. Шипоносные чешуйки трехраздельные, 4.3—4.5 мкм дл. и 2.4—3.2 мкм шир., чешуйки задней половины панциря без купола и шипа, 3.2—4.0 дл. и 2.4—2.6 шир. (табл. I, 8).

Местообитание: болота и водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского водохранилища ранней весной и осенью — единично.

Общее распространение: СССР; Чехословакия (Fott, 1962).

2. *Mallomonas crassisquama* (Asmund) Fott, 1962 : 79, tab. IV.

Syn.: *M. acaroides* var. *crassisquama* Asmund, 1959 : 32—35, fig. 30.

Клетка овальная 13—32 мкм дл. и 9—13 мкм шир. Хроматофоров два (стенкоположные). Лейкозин почти в центре, система вакуолей сзади (рис. 2, 1). Чешуйки панциря, за исключением самых задних, несут остроконечно-пиловидные и шлемовидные шипы. Задние чешуйки имеют иглы, которые являются выростами самих чешуек (табл. II, 1).

Чешуйки грубые, купол хорошо выражен, гладкий или мелко ареолированный с одним гребнем. Ребра щита образуют грубую сеть полигональных ячеек. V-фигура асимметричная только на задних чешуйках (табл. II, 2—6). Шипы 13—32 мкм дл., иглы до 4.5 мкм дл. Шипоносные чешуйки эллиптические, 4.5—7.2 мкм дл. и 3.5—5.5 мкм шир., иглоносные чешуйки 2.3—3.1 мкм дл. (табл. II, 7, 8).

Местообитание: пруды, озера и водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Шекснинского, Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Весной — нередко, летом и осенью — единично.

Общее распространение: Чехословакия (Fott, 1959, 1962, 1967); Исландия (Bradley, 1964); Швеция (Kristiansen, 1969); Дания (Asmund, 1959); Аляска (Asmund, Hilliard, 1961); Япония (Takahashi, 1959, 1961, 1964).

Вид приводится для СССР впервые.

3. *Mallomonas tonsurata* Teiling, 1912 : 277, fig. 3.

Клетки удлинено-яйцевидные, 13—35 мкм дл. и 7—15 мкм шир., сзади широкоокруглые, спереди заостренные. Шипы только на передней части панциря.

Var. *tonsurata* Teiling, 1912 : 277, fig. 3; Asmund, 1959 : 10—14, fig. 1—9.

Клетки 18—30 мкм дл. и 7—8 мкм шир. Чешуйки трех типов. Передние чешуйки панциря, несущие шипы, с хорошо развитым большим куполом. V-фигура с асимметричными ребрами: одно из них прямое или вогнутое, другое — всегда выпуклое (табл. III, 1). Средние чешуйки панциря без шипа и купола. Ребра V-фигуры почти симметричные (табл. III, 2). Задние чешуйки мелкие, почти круглые, на апикальном конце с маленькой кони-

ческой иглой 0.3 мкм дл. Угол V-фигуры не выражен (см. табл. III, 1).

Характерной особенностью чешуек этого вида является наличие «окна» — утонченной части щита, расположенной в основании V-фигуры.

Все чешуйки мелко ареолированы (0.1 мкм диаметром, 7—9 в 1 мкм) в тангентально пересекающихся рядах. Щит и кромка чешуйки без ребер. Шипы, расположенные только на переднем конце панциря, двух типов: остроконечно-пиловидные (9—16 мкм) и гладкие (до 30 мкм), с одним отростком на апикальном конце. Вершина шипа с двумя мелкими зубчиками (табл. III, 3, 4).

Местообитание: болота, пруды, озера, водохранилища, реки.

Местонахождение: в планктоне Угличского, Шекснинского, Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ, дельты р. Волги, а также притока Волги р. Керженец. Весной и осенью — редко.

Общее распространение: СССР; Швеция (Kristiansen, 1969); Дания (Asmund, 1959); Япония (Takahashi, 1959, 1960).

4. *Mallomonas monograptus* Harris et Bradley, 1960 : 759—761, fig. 3, 4, 6; tab. 2, fig. 15—17.

Клетка овальная, закругленная сзади и тупо заостренная спереди. Хроматофор бледноокрашенный, двулопастной (рис. 2, 2). Шипы переднего конца панциря грубее и короче остальных (8—12 мкм). Конец шипа раздвоен. Чешуйки, несущие эти шипы, грубее, ребра V-фигуры асимметричны, угол острый. Купол хорошо развит, занимает 1/3 длины чешуйки (табл. III, 5). Остальные чешуйки несколько длиннее передних и несут тонкие и более длинные (16—20 мкм) остроконечно-пиловидные шипы. Угол V-фигуры менее острый. Купол занимает 1/4 длины чешуйки с 1—5 гребнями (табл. IV, 6). Для всех чешуек характерна четкая ареолированность (0.06 мкм в диаметре, по 10 на 1 мкм) и отсутствие «окна». Вместо него в основании V-фигуры сгруппированы мелкие поры, 0.02—0.03 мкм в диаметре (табл. IV, 7, 8).

Местообитание: ямы, пруды, озера и водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Иваньковского, Шекснинского, Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Весной и осенью — нередко.

Общее распространение: Англия (Harris, Bradley, 1960); Дания (Asmund, 1959); Аляска (Asmund, Takahashi, 1969); Япония (Takahashi, 1959).

Вид приводится для СССР впервые.

5. *Mallomonas striata* Asmund, 1959 : 38, fig. 34—37.

Клетка овальная, 21—29 мкм дл. и 15—20 мкм шир. Хроматофоров два (стенкоположные). Лейкозин в центре, сократительные вакуоли сзади. Жгут 20—24 мкм дл. (рис. 2, 3). Шипы 11.3—17.1 мкм дл., гладкие, с небольшим зубцом на конце (табл. IV, 9). Морфологический рисунок чешуйки несколько варьирует. Типичное строение следующее. Чешуйки эллиптические, трехраздельные, 4.0—6.5 мкм дл., 2—4 мкм шир. Все чешуйки, за исключением самых задних, с хорошо выраженным куполом. Число гребней на куполе и их рисунок варьируют. Щит исчерчен 6—12 поперечными дугообразно изогнутыми ребрами. Фронтальный край ребристый (2—7 ребра на передних и 10—12 на задних чешуйках), широкий, четко отграничен от щита (табл. IV, 10, 11). Кромка передних чешуек с радиальными ребрами (от 2 до 8 ребер), ободок кромки тонко исчерчен. Кромка и ее ободок на задних чешуйках гладкие, ареолированные. Ареолы расположены и между ребрами щита. На передних чешуйках ареолы наблюдаются только в основании V-фигуры.

Местообитание: пруды, озера, каналы, водохранилища.

Местонахождение: в планктоне Рыбинского водохранилища, весной — довольно часто.

Общее распространение: Аляска (Asmund, 1959); Япония (Takahashi, 1959, 1960).

Вид приводится для СССР впервые.

## ЛИТЕРАТУРА

- Голлербах М. М., Л. К. Красавина. (1971). Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960 гг. — Кузьмин Г. В. (1972). Списки видов животных и растений Рыбинского водохранилища. Водоросли. В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. — Матвиенко О. М. (1965). Золотисті водорості — *Chrysophyta*. Визначник прісноводних водоростей УРСР, III, 1. — Asmund B. (1959). Electron microscope observations on *Mallomonas* species. III. Dan. Bot. Arkiv, 18, 3. — Asmund B., D. K. Hilliard. (1961). Studies on *Chrysophyceae* from some ponds and lakes in Alaska. I. *Mallomonas* species examined with the electron microscope. Hydrobiologia, 17, 3. — Asmund B., E. Takahashi. (1969). Studies on *Chrysophyceae* from some ponds and lakes in Alaska. VIII. Hydrobiologia, 34, 3—4. — Bradley D. E. (1964). A study of the *Mallomonas*, *Synura* and *Chrysosphaerella* of Northern Iceland. J. gen. Microbiol., 37, 3. — Fott B. (1955). Scales of *Mallomonas* observed in the electron microscope. Preslia, 27. — Fott B. (1959). Algenkunde. — Fott B. (1962). Taxonomy of *Mallomonas* based on electron micrographs of scales. Preslia, 34. — Fott B. (1967). Sinice a řasy. — Harris K., D. E. Bradley. (1960). A taxonomic study of *Mallomonas*. J. gen. Microbiol., 22, 3. — Kristiansen J. (1969). *Chrysosphaerella multispina* Bradley and some other remarkable *Chrysophyceae* from Lake Straken, Aneboda, Sweden. Österr. Bot. Z., 116. — Nygaard C. (1949). Hydrobiological studies on some Danish ponds and lakes. 2. Kong. Dan. Vid. Selsk. Biol. Skrift., 7, 1. — Perty M. (1852). Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. — Takahashi E. (1959). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope, I. Bull. Gamagata Univ., 3, 1. — Takahashi E. (1960). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water by electron microscope, II. Bull. Gamagata Univ., 3, 2. — Takahashi E. (1961). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope, III. Bull. Gamagata Univ., 3, 3. — Takahashi E. (1964). Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in fresh-water with the electron microscope, V. Bull. Gamagata Univ., 4, 4. — Teiling E. (1912). Schwedische Planktonalgen. I. Phytoplankton aus dem Rastasjön bei Stockholm. Svensk bot. tidskr., 6, 2.

Институт биологии внутренних вод  
Академии наук СССР,  
пос. Борок.

Получено 29 IX 1974.

## SUMMARY

With the help of electron microscope the authors have found 8 species and intraspecific taxa of the genus *Mallomonas* in planctic algae of the Volga river basin, 5 of them new for the U. S. S. R. flora.

The use of electron microscope allowed the authors to clarify and supplement specific composition and diagnoses of the species of this genus.

УДК 581.543.8«324»: 581.526.53 + 581.526.427 (477.9)

В. Н. Голубев, В. Г. Кобечинская

О ЗИМНЕМ ПОКОЕ И ПЕРЕЗИМОВКЕ  
РАСТЕНИЙ СТЕПНЫХ И ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ  
ПРЕДГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ КРЫМА

V. N. GOLUBEV, V. G. KOBESHINSKAYA. ON THE WINTER  
DORMANCE AND HIBERNATION IN PLANTS OF STEPPE AND FOREST  
PHYTOCOENOSSES OF SUBALPINE FOREST-STEPPE IN THE CRIMEA

Приводятся результаты экспериментального и полевого изучения зимнего покоя и перезимовки подавляющего большинства видов лесостепи предгорного Крыма (окрестности г. Симферополя) в составе луговой степи (типичного и петрофитного ва-рпантов), дубового шибляка, растительности известняковых обнажений и эфемерово-ковыльной степи, представляющей переход от степного к саванноидному типу растительности. Во всех изученных ценозах доминируют растения с вынужденным зимним покоем. Глубина и длительность зимнего покоя некоторых видов в предгорьях уменьшаются по сравнению с растениями нагорных степей на яйлах Крыма. По характеру перезимовки выделяются летнезеленые, зимнезеленые и вечнозеленые растения, состав которых в разных типах растительности экологически обусловлен. Выделены две группы видов, различающихся по количеству почек и побегов возобновления, степени их защищенности в зимний период и реактивности на внешние условия.

С 1972 года нами начаты разносторонние исследования эколого-биологических особенностей растений предгорной лесостепи Крыма в окрестностях г. Симферополя. Они продолжают серию наших работ на Крымской яйле и Южном берегу Крыма (Голубев, 1968, 1971а, б, в, и др.) и преследуют цель выявления экологических закономерностей формирования и распределения жизненных форм. Данные этих исследований имеют значение для понимания структуры и динамики растительных сообществ, их классификации, являются определенным этапом в составлении «Биологической флоры» Крыма, а также весьма существенны для моделирования искусственных фитоценозов различного назначения, представляют интерес для теории и практики интродукции растений.

В настоящей статье излагаются результаты экспериментального и полевого изучения зимнего покоя и перезимовки растений по применявшейся ранее методике (Голубев, 1968). Для определения состояния зимнего покоя 20—23 октября 1973 г., до наступления заморозков, растения были осторожно выкопаны с комом земли, пересажены в ящики и доставлены в теплицу. Во время пересадки они были детально описаны, имеющиеся зеленые листья маркированы светлой краской, чтобы обнаружить вновь появляющиеся; в теплице их регулярно поливали. Проводились периодические наблюдения за началом и интенсивностью роста листьев, побегов и цветением. Особенности перезимовки растений в природных условиях выявлялись путем непосредственных наблюдений в природе в течение всей осени, вплоть до установления снегового покрова, зимой растения наблюдались во время оттепелей, когда снег почти полностью стаявал, и продолжались ранней весной, наступающей в окрестностях Симферополя обычно в начале—середине февраля. Дальнейшие наблюдения велись в течение всего теплого периода, они позволили проследить весь ход вегетации растений и выделить типы перезимовки, была определена продолжитель-

ность периода вегетации и наличие перерывов ассимиляционной деятельности. Как в большинстве предыдущих наших работ в исследование вовлекались все виды <sup>1</sup> конкретных фитоценозов; в силу ограниченности места мы не приводим списки видов, довольствуясь многочисленными выборочными примерами. Некоторые исследованные нами типы растительности находятся под угрозой полного исчезновения при сплошном антропогенном освоении территории предгорной лесостепи. Поэтому собранные сведения по составу видов, их эколого-биологическим признакам представляют собой особую научную ценность.

Исследования проводились в окрестностях Симферополя между 3-й и 2-й куэстами Крымских гор, очень сильно здесь сближающимися. Господствующий тип растительности — южная предгорная лесостепь (Буш, 1936). Исследованные травяно-полукустарничковые сообщества следует относить к типу луговых степей, выделяя среди них типичный (участок 3) и петрофитный (участок 2) варианты. На более или менее крутых обрывах 2-й куэсты, на выходах карбонатных пород и их делювии формируется растительность известняковых обнажений как особая разновидность петрофитных луговых степей (участки 4 и 5). Лесная растительность, в которой также велись наблюдения, объединяется в формацию дубовых лесов (пушистый дуб, участок 6). Наконец, была описана эфемерово-ковыльная степь (участок 1), представляющая собой переход к саванноидному типу растительности, описанному для Крыма Н. И. Рубцовым (1965).

Наблюдения проводились на шести участках.

1-й участок расположен в 0.6 км от с. Пригородного. На вершине и юго-восточном склоне небольшого холма развита эфемерово-типчаково-тырсовая ассоциация (*Stipa capillata* <sup>2</sup>—*Festuca rupicola* [+*Xeranthemum annuum*]*—Helianthemum salicifolium*). Почвы дерновые маломощные остепненные бескарбонатные, подстилаемые на глубине 17 см массивно-кристаллической породой (сланцем).

2-й участок находится к западу от дер. Ново-Николаевка, в средней трети северного склона 2-й куэсты, равнинный, с пологими повышениями и понижениями; подстилающей породой является известняковая плита, залегающая на глубине 40 см. Почвы маломощные карбонатные малогумусные предгорные черноземы (Кочкин, 1967). Преобладает чаброво-асфоделиновая ассоциация (*Asphodeline taurica*—*Satureja taurica* [+*Helianthemum stevenii*]).

3-й участок лежит в 2 км к югу от второго (в 1.5 км к северо-западу от с. Залесье) и граничит с массивом дубового шибляка (участок 6), занимающего верхнюю часть складки 2-й куэсты. Почва — среднемощный лугово-степной карбонатный предгорный чернозем, на плотных известняках, залегающих на глубине 54 см. Растительность — типичная луговая степь с примесью петрофитных элементов. Основу составляет разнотравно-прямокоштрово-типчаковая ассоциация (*Herbae*+*Zerna riparia*—*Festuca rupicola*).

4-й и 5-й участки — это западный и южный склоны (до 27°) известняковых обнажений отрогов 2-й куэсты Крымских гор, в непосредственной близости от с. Залесье (к востоку от него). На 4-м участке развита шалфейно-подмаренниковая ассоциация (*Salvia nemorosa*+*Galium verum*), на 5-м — шалфейно-венечниковая (*Salvia scabiosifolia* [+*Jurinea stoechadifolia*]*—Anthericum ramosum*). Почвы на обоих участках дерновые остепненные карбонатные на делювии карбонатных пород, подстилающей породой являются плотные известняки, залегающие на глубине 20—70 см, в зависимости от положения на склоне.

6-й участок расположен в 1.5 км к северо-западу от с. Залесье на северном склоне 2-й куэсты. Он занят дубово-кизильным шибляком (*Quercus pubescens*—*Cornus mas*—*Mercurialis perennis*). Почвы лесные темносерые

<sup>1</sup> Общее число изученных видов достигает 434. Для дубового шибляка данные о состоянии зимнего покоя древесных растений здесь не приводятся.

<sup>2</sup> Все латинские названия растений приводятся по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

дерново-карбонатные на плотных известняках, начинающихся с глубины 30—35 см.

Основные биоморфы изученных ассоциаций приведены в табл. 1. Обращает на себя внимание значительная роль однолетних растений во всех ассоциациях, снижающаяся лишь в шибляковом сообществе; в эфемерово-ковыльной степи (участок 1) количество их резко возрастает. Большое участие в степных ценозах, за исключением шибляка и эфемерово-ковыльной степи, принимают полукустарники и полукустарнички (10—12%). Доминирующей биоморфой растительных сообществ лесостепи являются поликарпические травы.

По характеру и продолжительности зимнего покоя все растения разделяются на четыре группы (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Основные биоморфы лесостепной растительности предгорного Крыма на участках 1—6-м

Основная биоморфа	Эфемерово-ковыльная степь		Луговая степь				Растительность известняковых обнажений				Шибляк дубовый	
	1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й	
	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%
Деревья	—	—	—	—	—	—	1	0.4	3	1.2	10	4.6
Древесные лианы	—	—	—	—	1	0.5	—	—	1	0.4	2	1.0
Кустарники	1	0.5	2	0.9	2	1.0	6	2.6	7	2.8	15	6.9
Кустарнички	1	0.5	1	0.4	—	—	1	0.4	1	0.4	—	—
Полукустарники	3	1.5	5	2.3	2	1.0	5	2.1	5	1.9	1	0.5
Полукустарнички	8	4.0	21	9.4	18	8.6	20	8.5	21	8.2	3	1.4
Поликарпические травы	67	35.5	108	48.4	104	49.5	118	50.4	124	48.2	125	57.8
Травянистые лианы	1	0.5	1	0.4	1	0.5	1	0.4	1	0.4	4	2.0
Травянистые паразиты	1	0.5	1	0.4	1	0.5	2	0.8	3	1.2	—	—
Многолетние и двулетние монокарпники	21	11.1	29	13.0	31	14.7	29	12.4	27	10.5	24	11.1
Однолетники	86	45.5	55	24.6	50	23.8	51	21.8	64	24.9	32	14.8
Итого	189	99.6	223	99.8	210	100.1	234	99.8	257	100.1	216	100.1

ТАБЛИЦА 2

Отличия основных типов растительности предгорной лесостепи Крыма по характеру зимнего покоя растений (участки 1—6-й)

Группы длительности зимнего покоя	Эфемерово-ковыльная степь		Луговая степь				Растительность известняковых обнажений				Шибляк дубовый	
	1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й	
	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%
I группа	170	97.6	199	92.5	185	90.6	198	89.1	213	88.3	149	80.1
II группа	2	1.2	10	4.7	13	6.4	11	4.9	13	5.4	14	7.5
III группа	2	1.2	5	2.3	5	2.5	6	2.7	6	2.5	5	2.7
IV группа	—	—	1	0.5	1	0.5	7	3.2	9	3.7	18	9.6
Итого	174	100	215	100	204	100	222	99.9	241	99.9	186	99.9

**I группа.** Растения с вынужденным зимним покоем. Это наиболее многочисленная группа видов, возобновляющих свой рост после внесения в теплицу. Среди них выделяются вечнозеленые растения, продолжающие интенсивный рост в теплице (*Betonica fusca*, *Fragaria viridis*, *Hieracium marginale*, *H. glaucescens* и др.). У летнезеленых растений рост листьев и побегов начинается спустя 1.5—2.5 недели после внесения в теплицу (*Agrimonia eupatoria*, *Althaea cannabina*, *Arum elongatum*, *Brachypodium pinnatum*, *Convolvulus arvensis*, *Coronilla coronata*, *Galium articulatum*, *Lapsana intermedia*, *Lavatera thuringiaca*, *Linaria ruthenica*, *Peucedanum lubimenkoanum*, *P. tauricum*, *Phlomis pungens*, *P. tuberosa*, *Salvia verticillata*, *Scilla bifolia*, *S. sibirica*, *Scutellaria altissima*). Интенсивность роста большинства этих видов довольно высокая. Однако у *Aster amelloides* и *Senecio grandidentatus* после периода энергичного роста, начиная с января, происходит резкое его затухание, сформировавшиеся листья пребывают в дальнейшем без существенных изменений. Напротив, у некоторых видов медленно отрастающих вначале, через 1.5—2 месяца с момента пересадки в теплицу интенсивность роста заметно повышается (*Agrimonia eupatoria*, *Scutellaria altissima*).

Среди растений с вынужденным зимним покоем имеются виды с заранее заложенными в почках зачаточными генеративными побегами и цветками: *Onosma tauricum*, *Scutellaria altissima*, *Thesium ramosum*, *Viola alba* и др. Наблюдения показывают, что без предварительного охлаждения переходят к цветению лишь некоторые виды: *Scilla bifolia*, *S. sibirica* (в середине—конце февраля) и *Euphorbia amygdaloides* (во второй половине февраля). Таким образом, подтверждается давно известное положение (см., в частности, Голубев, 1968), что для нормального генеративного развития многих растений необходимо периодическое охлаждение даже в том случае, когда в почках возобновления с осени побеги возобновления сформированы полностью, включая соцветия и цветки. Рост же вегетативных побегов у них не требует предварительного охлаждения, что свидетельствует об отсутствии фазы органического зимнего покоя.

У некоторых видов рассматриваемой группы в начале опыта побеги растут весьма интенсивно, но затем происходит замедление и полное отмирание молодых побегов и листьев. Так, например, в середине декабря отмерли все листья у *Artemisia austriaca* и *Centaurea sterilis*, во второй половине января — у *Convolvulus cantabrica* и *Reseda lutea*, в феврале — у *Ajuga laxmannii*, *Dianthus lanceolatus*, *Scrophularia canina*. Возможно, это явление объясняется обрезкой корневой системы при пересадке или неблагоприятным режимом для жизнедеятельности этих растений (высокая влажность воздуха, измененные режимы освещения и температуры). Но вполне вероятно, что на состояние вегетации оказывает отрицательное влияние отсутствие зимнего охлаждения.

**II группа.** Вторую группу составляют растения, у которых наблюдается кратковременный зимний покой, прерывающийся через 1—2 месяца после внесения их в теплицу, т. е. в ноябре—декабре (*Anthericum ramosum*, *Crocus tauricus*, *C. speciosus*, *Helianthemum grandiflorum*, *H. stevenii*, *Inula ensifolia*, *I. oculus-christi*, *I. aspera*, *Iris pumila*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Thalictrum minus*, *Paronychia cephalotes*, *Salvia scabiosifolia*, *S. verticillata*, *Vincetoxicum laxum*, *Ficaria vernalis*). У *Inula ensifolia*, *Helianthemum grandiflorum*, *H. stevenii*, *Paronychia cephalotes* нарастание вегетативных органов в начале происходит медленно, а спустя 1—2 месяца резко усиливается. Интенсивным отрастанием характеризуются *Anthericum ramosum*, *Campanula bononiensis*, *Vincetoxicum laxum*. Отдельные виды способны переходить к цветению. Так, в конце декабря зацветает *Ornithogalum fimbriatum*, в почках возобновления которого с осени полностью сформированы зачаточные побеги, включая соцветия и цветки.

**III группа.** К третьей группе относятся растения, у которых зимний покой прерывается в январе—феврале, после чего наблюдается энергичный рост побегов и листьев (*Corydalis paczoskii*, *Lathyrus rotundifolius*,



*Lythospermum purpureo-coeruleum*, *Mercurialis perennis*, *Paeonia tenuifolia*, *Orobus niger*, *Stipa capillata*).

IV группа. Растения четвертой группы характеризуются длительным и глубоким покоем, без периода охлаждения при перенесении в теплицу, возобновляющие рост и развитие в марте—апреле и позднее (*Adonis vernalis*, *Cephalanthera rubra*, *Dictamnus gymnostylis*, *Dentaria quinquefolia*, *Epipactis helleborine*, *Polygonatum latifolium*, *P. odoratum*, *Vincetoxicum scandens*) или вообще не способные к возобновлению ростовых процессов и образованию ассимилирующих органов (*Aristolochia clematitis*, *Echinops sphaerocephalus*, *Laser trilobum*, *Physospermum danaa*). В большинстве случаев это растения шибляков.

Как видно из табл. 2, подавляющее число растений (97.6%) эфемерово-ковыльной степи не имеет органического зимнего покоя, что и выделяет этот тип растительности по биологическому критерию. В убывающем порядке эта группа представлена в петрофитно-луговой (92.5%), типично-луговой (90.6%) степях, в петрофитно-лугостепной растительности известняковых обнажений (89.1 и 88.3%) и в дубовом шибляке (80.1%). Естественно, что изученные типы растительности располагаются в обратном порядке по составу растений с органическим зимним покоем. Первое место в данном ряду занимает дубовый шибляк, в этом отношении он приближается к листопадным лесам бореальной области.

По способу перезимовки мы выделяем три группы растений: вечнозеленые (зимующие с зелеными надземными или приземными органами, длительновегетирующие), зимнезеленые (зимующие с зелеными органами, имеющие разной продолжительности перерыв вегетации в летний период) и летнезеленые (зимующие без зеленых органов).

Типичными вечнозелеными растениями, у которых листья одной генерации живут более одного года, являются *Carex humilis*, *C. michellii*, *C. nitida*, *Euphorbia amygdaloides*, *Helianthemum stevenii*, *Onosma tauricum*, *Veronica taurica* и др. Преобладающее большинство вечнозеленых составляют виды с двумя и более генерациями листьев, из которых обычно зимует позднелетне-осенняя, так что круглый год растения имеют зеленые ассимилирующие органы. По И. Г. Серебрякову (1964), это летне-зимнезеленые растения. К ним относятся: *Astragalus tauricus*, *Cerinth minor*, *Convolvulus tauricus*, *Euphorbia stepposa*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Haplophyllum suaveolens*, *Hieracium glaucescens*, *H. marginale*, *Poterium polygamum*, *Linum euzinum*, *L. lanuginosum*, *L. tenuifolium*, *Marrubium peregrinum*, *Onobrychis gracilis*, *Ononis pusilla*, *Pimpinella lithophila*, *Polygala major*, *Potentilla depressa*, *P. recta*, *Scabiosa argentea*, *Satureja taurica* и др. Типичными зимнезелеными являются озимые однолетние коротковегетирующие растения, отмирающие весной или в первую половину лета (*Bromus mollis*, *Haynaldia villosa*, *Kohlrauschia prolifera*, *Lagoseris sancta*, *Medicago agrestis*, *M. minima*, *Zerna sterilis*, *Z. tectorum* и др.).

Зимнезелеными бывают и некоторые поликарпические травы, прерывающие вегетацию в те или иные сроки вегетационного периода (*Agropyron ponticum*, *Ajuga orientalis*, *Allium pulchellum*, *A. rotundum*, *A. saxatile*, *Melandrium album*, *Muscari racemosum*, *Poa bulbosa*, *P. compressa*, *P. sterilis*, *Thlaspi praecox* и др.). По летнезеленому типу развиваются многие поликарпические, отдельные двулетние монокарпические и однолетние яровые растения (*Anagallis coerulea*, *Anthericum ramosum*, *Asphodeline taurica*, *Aster amelloides*, *Bupleurum marschallianum*, *Eryngium campestre*, *Euphorbia agraria*, *Inula oculus-christi*, *Leontodon asperus*, *Paeonia tenuifolia*, *Phlomis pungens*, *Picris rigida*, *Pulsatilla taurica*, *Salvia scabiosifolia*, *Scorzonera crispa*, *S. laciniata*, *Stipa capillata*, *Thalictrum minus* и др.). Летнезелеными являются многие весенние геоэфемероиды (*Arum elongatum*, *Corydalis paczoskii*, *Crocus tauricus*, *C. speciosus*, *Galanthus plicatus*, *Gagea callieri*, *G. transversalis*, *Ornithogalum ponticum*, *Ficaria calthifolia*, *Scilla bifolia*, *S. sibirica* и др.).

У некоторых летнезеленых растений в теплые дни осени отрастают молодые зеленые листья, уходящие под снег и вскоре отмирающие (*Asphodeline tauricum*, *Reseda lutea*, *Rumex crispus*, *Scorzonera crispa*, *Scrophularia canina* и др.). В вегетативных розетках *Verbascum phlomoides* перезимовывают лишь срединные листья, а периферические, раньше образовавшиеся, за зиму подсыхают. У многих вечнозеленых растений зеленые листья сохраняются в течение зимы полностью (*Hieracium marginale*, *Potentilla depressa*, *P. recta* и др.).

В распределении растений по способам перезимовки в разных типах растительности предгорной лесостепи наблюдаются определенные закономерности (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Отличия основных типов растительности предгорной лесостепи Крыма по способам перезимовки растений (участки 1—6-й)

Способ перезимовки	Эфемерово-ковыльная степь		Луговая степь				Растительность известняковых обнажений				Шибляк дубовый	
	1-й		2-й		3-й		4-й		5-й		6-й	
	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%
Летне-зеленые	45	23.8	65	29.1	60	28.6	83	35.4	91	35.4	112	51.9
Зимне-зеленые	93	49.2	76	34.0	75	35.7	71	30.3	88	34.2	48	22.2
Вечно-зеленые	51	26.9	82	36.7	75	35.7	80	34.2	78	30.3	56	25.9
Итого	189	99.9	223	99.8	210	100	234	100	257	100	216	100

Более всего летнезеленых видов произрастает в шибляке (51.9%), велико их число и в растительности известняковых обнажений (35.4%). В обоих вариантах луговых степей количество летнезеленых снижается до 28.6 и 29.1%, а в эфемерово-ковыльной степи их меньше всего (23.8%). Наибольшее число зимнезеленых растений встречается в эфемерово-ковыльной степи (49.2%), менее всего — в шибляке (22.2%). Промежуточное положение по количеству зимнезеленых видов занимают луговые степи и растительность известняковых обнажений. Более равномерно распределение вечнозеленых в разных типах растительности, но все же их сравнительно мало в эфемерово-ковыльной степи (26.9%) и в шибляке (25.9%).

Успешность перезимовки определяется физиологической устойчивостью зимующих органов и биоморфологическими особенностями растений (различиями в количестве и глубине залегания почек и побегов возобновления, в развитии специализированных защитных структур и др.). Вопросы перезимовки растений еще слабо освещены в литературе и публикации по ним единичны (Прозоровский, 1940; Падеревская, 1967; Васильева, 1971).

Строго детерминированное количество почек возобновления, обязательно реализующих свою способность к развитию новых годичных побегов в будущем году, закладывается у ряда летнезеленых — *Paeonia tenuifolia*, *Adonis vernalis*, *Asphodeline taurica* (рис. 1), вечнозеленых — *Carex nitida*, *Viola ambigua* (рис. 2) и зимнезеленых растений — *Allium saxatile* (рис. 3). Число таких почек у этих растений незначительно, часто — одна на особь. Почки либо находятся на некоторой глубине под поверхностью почвы (геофиты), как у перечисленных летнезеленых, либо при наличии зеленых зимующих розеток (у вечно- и зимнезеленых) точки роста углублены в почву и защищены влагалищами розеточных живых и отмерших листьев (*Carex nitida*, *Allium saxatile*). Имеющиеся резервные спящие

почки не способны к образованию надземного побега на следующий год, если основные почки по какой-либо причине утратили жизнеспособность или были съедены почвообитающими животными. Только через год они могут давать новые побеги, предварительно пройдя фазу «созревания», т. е. окончательного формирования внутренних структур. Все эти растения — с квантованным (порционным) образованием надземной сферы побегов. Ограниченность числа «зрелых» почек, уходящих под зиму, из которых

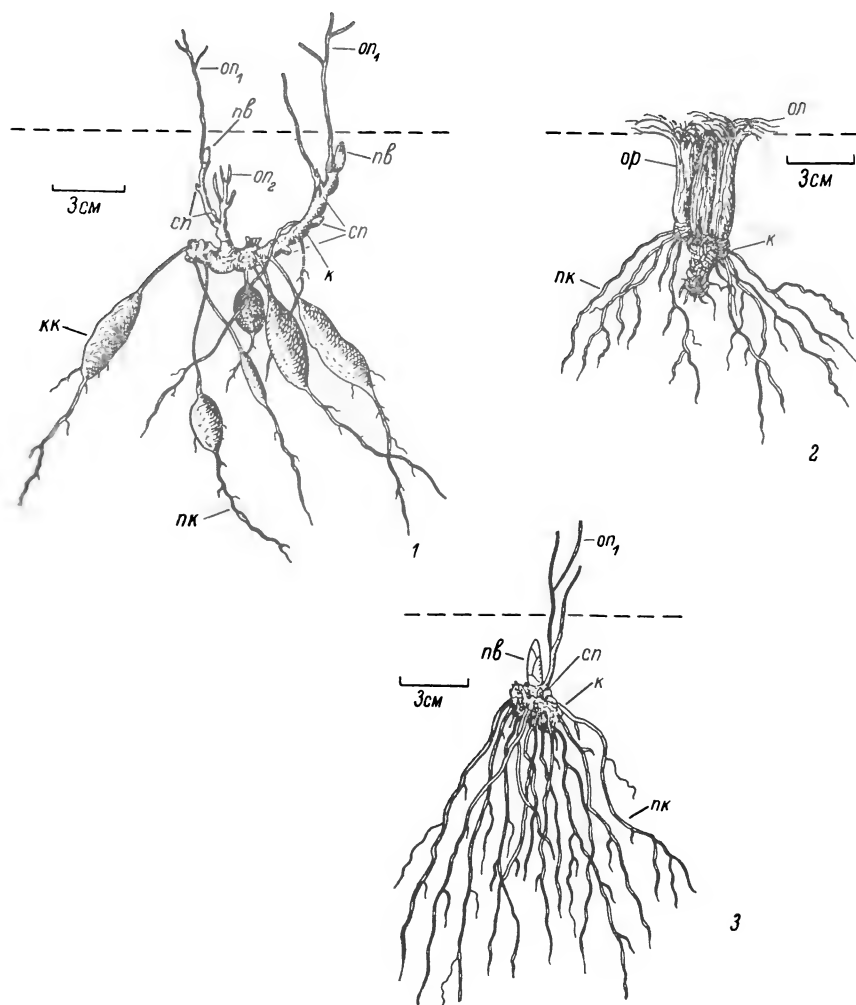


Рис. 1. Предзимнее состояние некоторых летнезеленых растений на луговой петрофитной степи у дер. Ново-Николаевка, 7 XI 1973.

1 — *Paeonia tenuifolia*; 2 — *Asphodeline taurica*; 3 — *Adonis vernalis*. оп<sub>1</sub> — отмерший побег этого года; оп<sub>2</sub> — отмерший побег прошлого года; оп — отмершие листья; ор — основание розетки, где находится зачаточный побег будущего года; пв — почка возобновления; сп — спящая почка; к — корень; пак — придаточный корень; жк — корневой клубень.

развиваются надземные побеги (удлиненные безрозеточные или укороченные розеточные), компенсируется их высокой защищенностью, обеспечивающей благополучную перезимовку. В целом же побеговая структура данных растений является стабилизированной, мало реактивной на всевозможные изменения факторов внешней среды; можно предполагать достаточно древний характер такого рода структуры, возникшей на протяжении длительного периода развития видов в относительно сбалансированных экосистемах. Коренные типы степной и лесной растительности — вот та фитоценотическая среда, в которой формировались эти растения. С полным правом их можно соответственно называть степантами и сивьянтами (Бельгард, 1964).

Принципиально отличную группу составляют растения, имеющие зимующие органы по-разному защищенные и зимующие в разных фазах развития, но, как правило, органы перезимовывания у них многочисленны. Среди изученных видов сюда относятся преимущественно вечнозеленые *Euphorbia stepposa*, *Helianthemum stevenii*, *Linum euzinum*, *Satureja taurica*

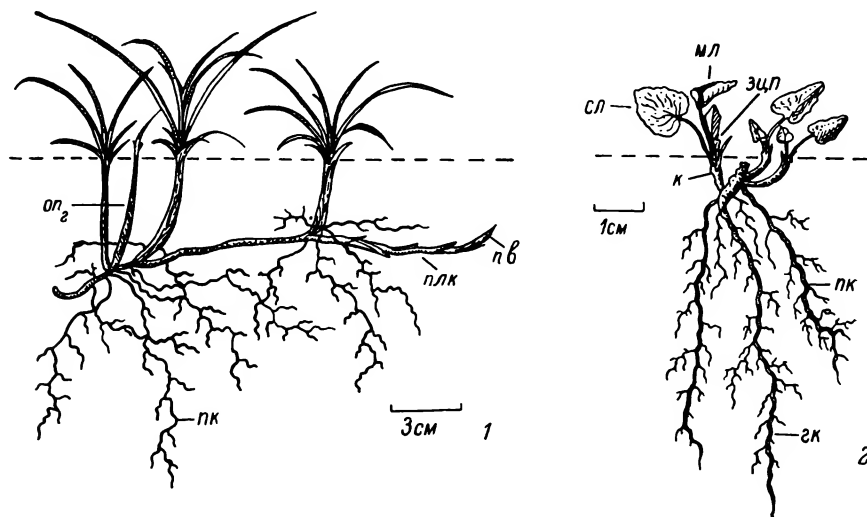


Рис. 2. Предзимнее состояние некоторых вечнозеленых растений на луговой петрофитной степи у дер. Ново-Николаевка, 7 XI 1973.

1 — *Carex nitida*; 2 — *Viola ambigua*. плк — плагиотропное корневище; гк — главный корень; сл — старый лист весенней генерации; мл — молодой лист осенней генерации; зчп — зачаточный цветоносный побег. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

(рис. 4) и др. Почки и зачаточные побеги возобновления этих растений зимуют на поверхности или над поверхностью почвы (гемикриптофиты и хамефиты). Растения характеризуются высокой реактивностью процессов роста побегов и побегообразования. Имеющиеся у них резервные почки или зачаточные побеги при повреждении основных зимующих органов могут давать новые надземные побеги уже следующей весной. Они способны трогаться в рост и при особо благоприятных условиях режимов влаги и питания, при этом они формируют максимальную продукцию надземной органической массы. Можно предполагать, что указанные биоморфологические признаки данной группы растений возникли в позднейшее время, особенно в связи с усилением воздействия травоядных животных, и, вообще, — рекреационного фактора.

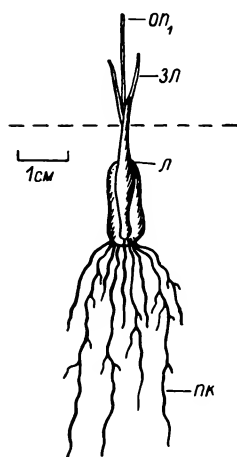


Рис. 3. Предзимнее состояние зимнезеленого растения *Allium saxatile*, 7 XI 1973.

зл — зеленый лист позднелетней генерации; л — луковица; оп<sub>1</sub> — отмерший побег этого года; пк — придаточный корень.

Изучение биоморфологических отличий этой группы растений на материале всего видового состава растительных ассоциаций разных типов в сочетании с другими биоэкологическими их особенностями представляет большой интерес.

В заключение приведем (табл. 4) сравнительные данные по зимнему покою и перезимовке растений петрофитного и типичного вариантов луговых степей в предгорьях Крыма и на яйлах Главной гряды Крымских гор, полученных нами ранее (Голубев, 1971в).

На основании приведенных данных в табл. 4 прежде всего следует заключить, что как в предгорьях, так и на яйле состав биоморфологических типов обоих вариантов луговой степи (петрофитного и типичного) по зимнему покою и перезимовке довольно сходен, что свидетельствует о генетической близости типов, об их развитии в однородных природных условиях. В частных же аспектах проявляются определенные закономерности,

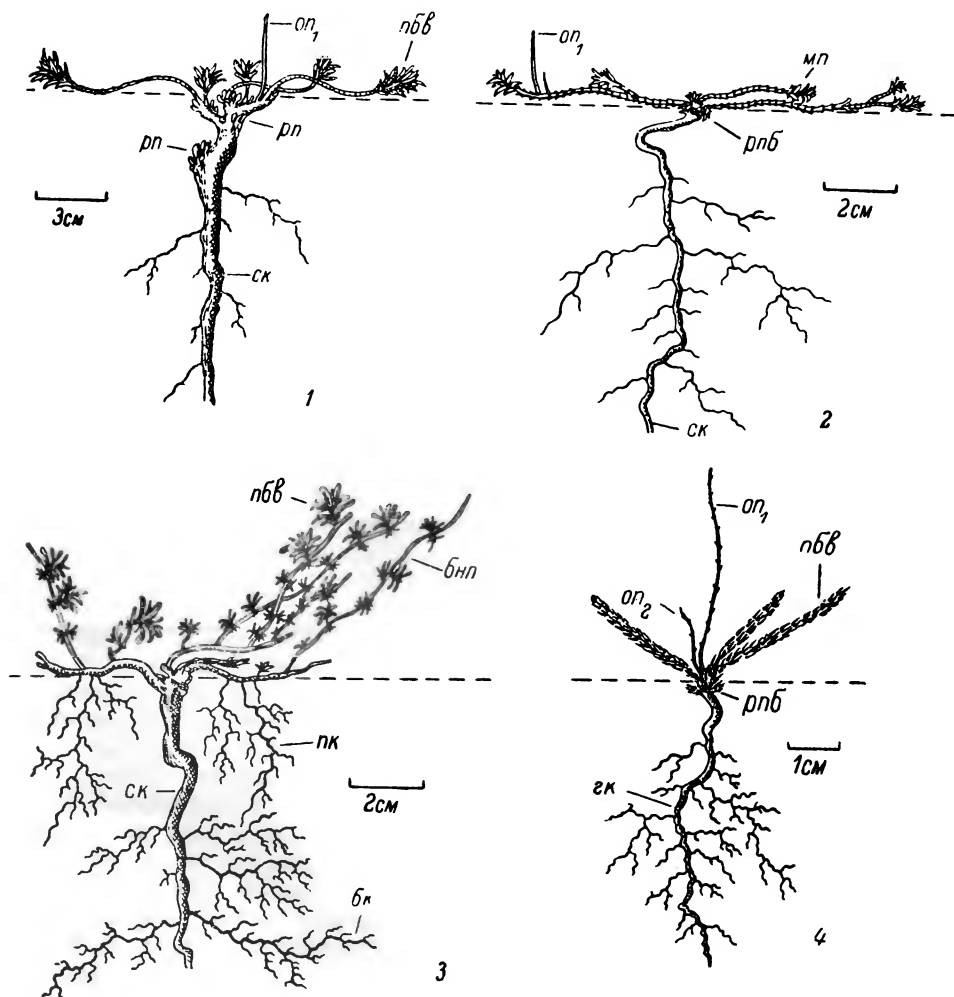


Рис. 4. Предзимнее состояние некоторых вечнозеленых трав и полукустарничков с резервными почками и побегами возобновления на луговой петрофитной степи у дер. Ново-Николаевка, 7 XI 1973.

1 — *Euphorbia stepposa*; 2 — *Helianthemum stevenii*; 3 — *Satureja taurica*; 4 — *Linum euxinum*. пбб — побег возобновления (в факультативно плагиотропном или восходящем положении); рп — резервная почка; рпб — резервный зачаточный побег; ск — стержневой корень; бк — боковой корень. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

связанные с экологическими особенностями сравниваемых степей. Несмотря на то что в предгорьях и на яйле господствуют растения с вынужденным зимним покоем, все же в предгорной луговой степи количество видов с органическим периодом покоя, относящихся ко всем трем группам, заметно уменьшается. Этот факт, видимо, надо поставить в причинную зависимость от условий более мягкой зимы по сравнению с яйлами, что приводит к сокращению длительности органического зимнего покоя или к его полному исчезновению у некоторых видов.

По составу летнезеленых видов и растений с зимующими зелеными органами петрофитная и луговая степи мало чем отличаются в разных эколого-геоморфологических условиях. Однако, если зимнезеленые расте-

ТАБЛИЦА 4

Биоморфологический состав растительности  
петрофитной и типичной луговой степи  
в предгорной лесостепи Крыма и на яйлах  
Крымских гор по признакам зимнего покоя  
и перезимовки

Биоморфологические признаки	Никитская яйла				Предгорная лесостепь			
	петрофитная степь		луговая степь		петрофитная степь		луговая степь	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Состояние зимнего покоя:								
I группа	74	77.0	46	79.4	199	92.5	185	90.6
II группа	14	14.6	8	13.8	10	4.7	13	6.4
III группа	6	6.3	2	3.4	5	2.3	5	2.5
IV группа	2	2.1	2	3.4	1	0.5	1	0.5
Итого	96	100	58	100	215	100	204	100
Способ перезимовки:								
летнезеленые	26	26.5	19	32.2	65	29.1	60	28.6
зимнезеленые	3	3.1	2	3.3	76	34.0	75	35.7
вечнозеленые	69	70.4	38	64.5	82	36.7	75	35.7
Итого	98	100	59	100	223	99.8	210	100

ния на яйле встречаются единично и преобладают вечнозеленые, то в предгорьях число зимнезеленых видов резко возрастает за счет пропорционального ослабления роли вечнозеленых. Подобное отношение находится в прямой зависимости от характера вегетации растений в предгорьях, от появления у многих видов в ксеротермической обстановке более или менее длительного перерыва вегетации в летний период.

Изученные биоморфологические признаки растений предгорной лесостепи являются яркими экологическими показателями. Они характеризуют отдельные типы растительности, выявляют пути их эколого-исторического развития, различные направления и способы приспособления растений к окружающей среде. Они расширяют сведения об эколого-фитоценотической и функциональной структуре фитоценозов и представляются существенными для всестороннего биоэкологического познания флор и растительных сообществ определенных ботанико-географических регионов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бельгард А. Л. (1964). Экологический анализ растительного покрова и ценотическая структура лесных сообществ. В кн.: Изучение растительности о. Сааремаа. — Буш Н. А. (1936). Ботанико-географический очерк европейской части СССР и Кавказа. — Васильева Л. П. (1971). Предзимнее состояние и характер зимнего покоя растений причерноморских степей. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 6. — Голубев В. Н. (1968). О зимнем покое и перезимовке растений крымской яйлы. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 71. — Голубев В. Н. (1971а). Биоморфологические типы роста побегов травянистых растений крымской яйлы. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 78. — Голубев В. Н. (1971б). О росте вегетативных побегов злаков и осоки в условиях Южного берега Крыма. Экология, 4. — Голубев В. Н. (1971в). Сравнительная биоморфологическая характеристика луговой степи в разных географических условиях. Бюлл. Гос. Никитск. бот. сада, 1(15). — Кочкин М. А. (1967). Почвы, леса и климат горного Крыма и пути их рационального использования. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 38. — Определитель высших растений Крыма. (1972). — Падеревская М. И. (1967). К вопросу об особенностях почв некоторых растений Стрелецкой степи. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника, 10. — Прозоровский Н. А. (1940). Наблюдения над осенним и зимним состоянием степных растений. Тр. Центр.-Черноземн. гос. заповедника, 1. — Рубцов Н. И. (1965). О саванноидном типе растительности в Крыму.

Пробл. совр. бот., 1. — С е р е б р я к о в И. Г. (1964). Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 5.

Симферопольский  
государственный университет.

Получено 12 IX 1974.

---

#### S U M M A R Y

The results of the experimental and field studying of the winter rest and wintering of the overwhelming majority of the species of the forest-steppe of the foothill Crimea (the surrounding of Simferopol) are given. Meadow steppe (typical and petrophyte variants), oak shibliak, vegetation of limestone baring and ephemeral feather grass steppe which presents transition from steppe to savanna type of vegetation were being studied. It is determined that in all studied coenoses the plants with compelled winter rest are dominating. The depth and duration of winter rest of some species in the foothills are diminishing in comparison with the plants of mountainous steppes on the mountain pastures of the Crimea. Summergreen, wintergreen and evergreen plants are distinguished on the character of wintering, composition of which in the different types of vegetation is ecologically conditioned. Two groups of species are distinguished differing on the amount of buds and sprouts of innovation, on the degree of their protectedness in winter period and reactivity on the external conditions.

---

## НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.661

В. П. Бочанцев

## НОВЫЕ МАРЕВЫЕ ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

V. P. BOTSCHANTZEV. THE NEW *CHENOPODIACEAE*  
FROM MIDDLE ASIA

*Nanophyton saxatile* Botsch. sp. nov. — Fruticulus pulvinum sat compactum ad 15 cm altum, 20 cm latum formans. Ramuli juveniles erecti, abbreviati, dense foliosi vel elongati ad 4 cm longi, remote foliosi. Folia caulina ad 1 cm longa, 0.7 mm crassa, recta vel arcuatim reflexa, alterna rigida papillosa subulata cylindrica, apice breviter acuminata, basi dilatata et paleaceo-marginata, in axilla pilis sat longis crispis et fasciculo foliorum abbreviatorum praedita. Flores apice ramorum per 2—9 congesti, bibracteati, folio florali praeterea donati. Folia floralia ad 1.2 cm longa, 0.7 mm crassa, recta vel arcuatim reflexa, alterna rigida papillosa subulata cylindrica, apice breviter acuminata, basi dilatata et paleaceo-marginata, in axilla pilis sat longis flexuosis praedita, bracteolis perianthioque longiora. Bracteolae ad 3.7 mm longae, 1.6 mm latae rectae papillosae, late ovatae, margine paleaceae, apice breviter acuminatae, perianthio aequilongae. Perianthii phylla 5, late ovata, apice breviter acuminata, sub anthesi ca 3.7 mm longa, 1.6 mm lata, paleacea, incolorata, fructificatione ca 7 mm longa, coriacea, fusciscentia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis; antherae 2.5 mm longae (appendice acuta 0.7 mm longa), 0.4 mm latae, ad dimidium partitae; discus hypogynus patellaris, lobis semitundis incrassatis. Stigmata subulata, stylo aequilonga. Semina verticalia ovalia, 2.5 mm longa, 1.9 mm lata, pericarpio paleaceo.

**T y p u s:** Uzbekistania, angustiae Tamerlanovy Vorota dictae secus fl. Sanzar, inter oppida Dzhezak et Samarkand, in fissuris rupium, 24 IX 1964, № 61, fr. V. P. Botschantzev (LE).

Species perianthii phyllis fructificatione fusciscentibus et vix accrescentibus *N. botschantzevii* Prato similis est, sed foliis caulinis et floralibus longioribus rididisque, perianthii phyllis fructificatione coriaceis et duplo longioribus, stigmatibus stylo aequilongis necnon seminibus minoribus ab eo bene differt.

**D i s t r i b u t i o:** Uzbekistania.

*Salsola flexuosa* Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 45 cm altus, ramis, foliis floribusque glabris alternis. Folia caulina ad 3.3 cm longa, 2 mm crassa, linearia teretia obtusa vel acutata, basi constricta, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praedita. Inflorescentia paniculata, ramis flexuosis, floribus solitariis. Folia floralia arcuatim inflexa, linearia teretia obtusa vel acutata, supra basin constricta, basi dilatata et paleaceo-marginata, decurrentia, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praedita; inferiora ad 1.2 cm longa, 1.4 mm crassa, bracteolis perianthioque longiora; superiora 2.5 mm longa, 0.8 mm crassa, bracteolis aequilonga, perianthio breviora. Bracteolae squamiformes, 2 mm longae, 2 mm latae, orbiculares obtusae, a lateribus et apice paleaceo-marginatae, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praeditae, perianthio breviores. Perianthii 3 mm longi 7 mm lati (alis inclusis) phylla 5, ovata obtusa, fructificatione ad medium alas



horizontales paleaceas gerentia, supra alas laxe conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, ad antheras subito angustatis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 1.9 mm longae (appendice obtusa 0.25 mm longa), 0.6 mm latae, ad dimidium partitae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotondis incrassatis. Stigmata subulata, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

**T y p u s:** RSS Kirghiziae, 5 km ad boreali-orientem ab oppido Taschkumyr, in declivibus gypsaceis, 4 XI 1963, № 119, fr. M. Nabiev et U. Pratov (LE, isotypus TASH).

**A** *S. arbusculiformi* Drob. habitu suffruticoso, inflorescentiae ramulis flexuosis, foliis floralibus arcuatim inflexis et decurrentibus differt.

**D i s t r i b u t i o:** Uzbekistania, Kurghizia.

**Salsola lipschitzii** Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 60 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis. Folia caulina 4 cm longa, 1.8 mm crassa, glabra vel papillosa, linearia teretia obtusa vel acutata, basi constricta, in axilla glomerulo pilorum intricatorum et pro more fasciculo foliorum breviorum praedita. Inflorescentia paniculata, ramis glabris vel papillosis, floribus solitariis. Folia floralia glabra vel papillosa, recta linearia teretia obtusa vel acutata, supra basin constricta, basi dilatata et paleaceo-marginata, decurrentia, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praedita; inferiora ad 1.8 cm longa, 1.5 mm crassa, bracteolis perianthioque longiora; superiora 4 mm longa, 1 mm crassa, bracteolis longiora, perianthio aequilonga. Bracteolae glabrae vel papillosae, apice obtuso carnosio terminatae, basi a lateribus paleaceae, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praeditae, florum inferiorum in axi inflorescentiae principali sitorum ad 5 mm longae, 1.5 mm crassae, perianthio longiores vel ei aequilongae; superiores vero 2.3 mm longae, 1.8 mm latae, perianthio breviores. Perianthii 3.5 mm longi, 10 mm lati (alis inclusis) phylla 5, ovata obtusa, fructificatione prope medium alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas laxe conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, ad antheras subito angustatis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 2 mm longae (appendice obtusa 0.2 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium partitae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotondis incrassatis. Stigmata subulata, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

**T y p u s:** Uzbekistania, montes ad meridiem a pago Dechkanabad, inter pagum Kurgantasch et fl. Tarkapczigaj, in argillis rubris, declivitas australis, 27 IX 1964, № 100, fl. V. P. Botschantzev (LE).

**A** *S. junatovii* Botsch. bracteolis florum superiorum apice obtuso herbaceo terminatis et antheris ad medium partitis differt.

**D i s t r i b u t i o:** Uzbekistania australis, Turcomania (jugum Kuhitang).

**Salsola oreophila** Botsch. sp. nov. — *S. montana* Litv. 1917, Новая горная солянка из Русск. Туркестана: 3, p. p. quoad pl. e Pamir. — Suffrutex ad 40 cm altus, ramis foliis floribusque alternis. Folia caulina ad 3.5 cm longa, 1.2 mm crassa, glabra, interdum papillosa, linearia teretia acutata, basi constricta in axilla glomerulo pilorum intricatorum et praeterea fasciculo foliorum breviorum plerumque praedita. Inflorescentia anguste paniculata vel spicata, ramis glabris vel papillosis, floribus solitariis. Folia floralia glabra vel papillosa, recta linearia teretia acutata, supra basin constricta, basi dilatata et paleaceo-marginata, decurrentia, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praedita; inferiora ad 1.8 cm longa, 1.5 mm crassa, bracteolis perianthioque longiora; superiora 2.5 mm longa, 0.8 mm crassa, bracteolis longiora sed perianthio aequilonga. Bracteolae glabrae vel papillosae, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praeditae, florum inferiorum in axi inflorescentiae principali stiroum rectae lineares teretes acutatae, supra basin constrictae, basi dilatatae et paleaceo-marginatae, ad 1.2 cm longae, 1 mm crassae, perianthio longiores; superiores squamiformes late ovatae acutatae, a lateribus et apice paleaceo-marginatae, 1.7 mm longae, 1.5 mm latae, perianthio breviores. Perianthii 2.5 mm longi, 7 mm lati (alis inclusis) phylla 5, ovata obtusa, fructificatione prope medium alas

horizontales paleaceas gerentia, supra alas laxe conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, ad antheras subito angustatis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 2 mm longae (appendice obtusa 0.3 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium partitae. Discus hypogynus patellaris, lobis semitundis incrassatis. Stigmata subulata, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

**T y p u s:** Turkestan, Pamir, trajectus Malyi Mardzhanaj inter flumina Kirghizsu et Bartang, in declivibus lapidosus ad flumen Bartang, 20 VIII 1897, № 4693, fl. S. Korshinsky (LE).

A *S. montana* Litv. habitu suffruticoso, inflorescentiis plerumque anguste paniculatis vel spicatis necnon bracteolis florum inferiorum in axi inflorescentiae principali sitorum foliaceis longis differt. A *S. junatovii* Botsch. bracteolis florum inferiorum in axi inflorescentiae principali sitorum perianthio 2—4-plo longioribus et antheris ad medium partitis distinguitur.

**D i s t r i b u t i o:** Tadzhikistania, Afghanistan, Pakistan.

***Salsola tianschanica*** Botsch. sp. nov. — Suffrutex ad 35 cm altus, ramis, foliis floribusque glabris alternis. Folia caulina ad 3 cm longa, 1.5 mm crassa, linearia teretia obtusa vel acutata, basi constricta, in axilla glomerulo pilorum intricatorum et praeterea plerumque fasciculo foliorum breviorum praedita. Inflorescentia anguste paniculata vel spicata, floribus solitariis. Folia floralia decurrentia, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praedita; inferiora arcuatim inflexa, linearia teretia obtusa vel acutata, supra basin constricta, basi dilatata et paleacea-marginata, ad 1.8 cm longa, 1.5 mm crassa, bracteolis perianthioque longiora; superiora squamiformia late ovata, apice herbacea acutata, a lateribus paleacea, 2.5 mm longa, 2.5 mm lata, bracteolis aequilonga sed perianthio breviora. Bracteolae squamiformes, 2.3 mm longae, 1.6 mm latae, ovatae, apice herbaceae acutatae, a lateribus paleaceae, in axilla glomerulo pilorum intricatorum praeditae, perianthio breviores. Perianthii 4 mm longi, 14 mm lati (alis inclusis) phylla 5, ovata obtusa, fructificatione ad medium alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas laxe conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, ad antheras subito angustatis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 2.5 mm longae (appendice obtusa 0.5 mm longa), 0.6 mm latae, fere ad medium partitae. Discus hypogynus patellaris, lobis parvis semitundis incrassatis. Stigmata subulata, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

**T y p u s:** Kirghizia, Tjan-Schan Centralis, montes Akcze-Tau (Akcze-Tasch), ad occidentem a fl. Karaunkur, in depositibus tertiariis saliferis, 30 VIII 1932, № 1095, fl. P. Gomolitzky (LE).

A *S. montana* Litv. habitu suffruticoso floribusque majoris differt.

**D i s t r i b u t i o:** Kirghizia.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Получено 14 II 1975.

У. Пратов

**ВТОРОЙ ВИД РОДА *NANOPHYTON* LESS.  
(*CHENOPODIACEAE*)**

U. P R A T O V. THE SECOND SPECIES OF THE GENUS *NANOPHYTON* LESS.  
(*CHENOPODIACEAE*)

**Nanophyton botschantzevii** Pratov sp. nov. — Fruticulus 20—40 (60) cm altus, pulvinulum sat compactum rigidum plerumque unilateralem de clivo descendentem formans. Radix 6—7 cm in diam., saepe contorta. Caules prostrati vel vix ascendentes, lignosi, flexuosi, cortice atrogriseo, 20—50 (70) cm longi, 1—4 cm in diam., multoties ramosi, ramulorum emortuorum residuis ab inferiore praecipue tecti. Ramuli juveniles adscendentes abbreviati, dense foliosi vel elongati, 1—3 (7) cm alti, albidi, glabri, remote foliati. Folia caulina ad 6 mm longa, 0.5 mm lata, alterna, rigida, glabra, levia vel scabra, linearia, apice aculeolo brevi armata, supra plana, subtus convexa, basi dilatata et hic margine membranacea, in axilla pilis rectis et fasciculo foliorum abbreviatorum praedita. Flores plerumque 2—9 apice ramorum congesti, omnes bibracteolati et praeterea folio florali praediti. Folia floralia caulinis conformia, ad 4 mm longa, apice reflexa, bracteolis perianthioque longiora, in axilla pilis rectis praedita. Bracteolae foliis floralibus conformes, ad 3.5 mm longae, apice reflexae, perianthio aequilongae. Perianthii phylla 5, ovata, apice aculeolo brevi armata, sub anthesi ca 3.6 mm longa paleacea decolorata, fructificatione ca 4.5 mm longa coriacea fuscicula. Stamina 5, filamentis linearibus planis extra discum hypogynum affixis; antherae 2.2 mm longae (appendice acuta 0.6 mm longa), ad medium partitae; discus hypogynus patelliformis, lobis 5 semiorbicularibus incrassatis. Stigmata subulata stylo duplo breviora. Semina verticalia, orbiculari-ovalia, 4—6 mm longa, 3—4 mm lata, pericarpio membranaceo.

**T y p u s:** Uzbekistania, Tjan-Shan Occidentalis, jugum Czatkalense, systema fl. Nurekata, montes Ujnataj, in declivibus boreali-occidentalibus lapidoso-schistosis, 2000—2200 m s. m. 26 X 1974, fr. U. Pratov. (TASH, isotypus — LE).

A *N. erinaceo* (Pall.) Bunge pulvinulis majoribus, foliis longioribus, fasciculis foliorum abbreviatorum in axillis foliorum caulinorum dispositis majoribus, floribus in inflorescentia numerosioribus, bracteolis perianthio aequilongis, perianthii phyllis in fructibus fusciscentibus, ad trientem elongatis, antheris ad medium partitis, stigmatibus stylo duplo brevioribus necnon seminibus majoribus differt.

От *N. erinaceum* (Pall.) Bunge отличается более крупными подушками, более длинными листьями, более развитыми пучками укороченных листьев в пазухах стеблевых листьев, большим числом цветков в соцветии, прицветничками одинаковой длины с околоцветником, листочками околоцветника при плодах буряющими, удлиняющимися на 1/3, пыльниками, разделенными до середины, и рыльцами вдвое более короткими, чем столбик и более крупными семенами.

*N. botschantzevii* известен из одного пункта. Вид назван в честь В. П. Бочанцева — знатока сем. *Chenopodiaceae*.

Институт ботаники  
Академии наук Узбекской ССР,  
Ташкент.

Получено 14 I 1975.

Ю. Д. Сосков

# НОВЫЕ СЕРИИ, ПОДВИДЫ И ГИБРИДЫ В РОДЕ *CALLIGONUM* L. (*POLYGONACEAE*)

G. D. SOSKOV. NEW SERIES, SUBSPECIES AND HYBRIDS  
IN THE GENUS *CALLIGONUM* L. (*POLYGONACEAE*)

Данная работа завершает серию публикаций материалов по монографическому изучению рода *Calligonum* L. Теперь мы считаем, что род состоит из 26 видов и 16 межсекционных гибридов. Из них 6 видов (23%) являются политипными. В СССР встречаются 18 видов, в том числе 5 политипных, а также все известные гибриды. Ниже приводится описание новых таксонов, которые были не учтены ранее в монографических обзорах секций этого рода (Сосков, 1968, 1974, 1975).

Ранее, при публикации материалов по систематике секции *Pterococcus* (Pall.) Borszcz. (Сосков, 1968), ее виды не были объединены в ряды. Несмотря на исключение нескольких видов из синонимов, число видов этой секции остается прежним, равным 4. Ниже они объединяются в 3 новых ряда.

Виды *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. и *C. aphyllum* (Pall.) Guerke оказались политипными, состоящими из подвидов. Б. А. Быковым (1967) было подмечено, что растения *C. junceum* с чинков северного Приаралья отличаются от южноказахстанских и среднеазиатских растений. На основании этих различий М. И. Годвинский (1968) описал с чинка у залива Перовского близкий вид *C. bykovii* Godv. К сожалению, оказалось, что *C. junceum* тоже был описан (Fischer, Meyer, 1835) по таким же растениям с восточного берега Каспийского моря (Северный Усть-Урт). У аутентичного гербарного материала *C. junceum* плоды отсутствуют. Идентичность его с *C. bykovii* удалось установить по пленчатым раструбам, характерным для обоих описанных видов. Таким образом, растения из Южного Казахстана, Средней Азии, Монголии, Западного Китая и Ирана оказались новым для науки таксоном. Поскольку между морфолого-географическими разностями в пределах прежнего *C. junceum* оказалось много переходных форм (31% — отношение числа местонахождений переходных форм к числу местонахождений наименее распространенной разности), мы сочли возможным описать их только в ранге подвида.

Второй подвид *C. aphyllum* subsp. *heptapotamicum* Sosk. возник в очаге интрогрессии *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge и *C. aphyllum*, относящихся к разным рядам секции *Pterococcus*. Это единственный случай в роде *Calligonum*, когда вступают в интрогрессивную гибридизацию виды одной секции. Морфологические признаки подвида из центральной части ареала (южное Прибалхашье, Муюнкумы) устойчивы в посевах. В то же время образцы подвида с западной окраины ареала (восточные Кызылкумы) имеют тенденцию к расщеплению в посевах на исходные виды.

Гибридизация в данном роде происходит, как правило, между видами разных секций. На основании изучения гибридов в условиях естественного произрастания и в посевах (потомство семян одного дикорастущего растения) 11 ранее описанных видов рассматриваются нами как гибриды (Сосков, 1975) и еще 5 гибридов описываются ниже впервые.

1. Ser. *Leucoclada* Sosk. ser. nov. (sect. *Pterococcus*) — Cortex griseus. Fructuum alae molles bicristatae. Т у п у с: *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge.

2. Ser. *Tetraptera* Sosk. ser. nov. (sect. *Pterococcus*) — Cortex griseus. Fructuum alae durae unicristatae. Т у п у с: *C. tetrapterum* Jaub. et Spach.

3. Ser. *aphylla* Sosk. ser. nov. (sect. *Pterococcus*) — Cortex rubro-fuscus. Fructuum alae molles, bicristatae. Т у п у с: *C. aphyllum* (Pall.) Guerke.

4. *Calligonum* (sect. *Calliphysa*) *junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. subsp. *ludmilae* Sosk. subsp. nov. — A subspecies typica (subsp. *junceum*, syn.: *C. bykovii* Godv.) absentia ochrearum paleacearum differt. Deserta schistosa et calcarea in Asia Media, Kazachstanica australi, China occidentali, Mongolia, Iran. T y p u s: Kopet-Dagh centralis, vallis fluminis Arvaz, in vicinitate stationis Bacharden, 31 V 1954, Al. A. Fedorov (LE).

5. *C. aphyllum* (Pall.) Guerke subsp. *heptapotamicum* Sosk. subsp. nov. — Frutex 1.5—3 m altus, a subspecies typica (subsp. *aphyllum*) cortice griseo lineis longitudinalibus fuscis differt. Deserta arenosa in Pribalchasche australi, Mujunkum et Kizylkum australi. T y p u s: Pribalchasche australis, 20 km in via a pago Ak-Suek ad flumen Topar (delta fluminis Ili), 22 VI 1971, № 52, G. D. Soskov (LE).

6. *C. × pseudodubjanskyi* Sosk. hybr. nov. (*C. acanthopterum* Borszcz. × *C. aphyllum*) — A hybrida *C. × dubjanskyi* Pavl. (*C. acanthopterum* × *C. leucocladum*) corticis colore intermedio inter griseum et rubro-fuscum differt. T y p u s: Mujunkum austarlis, prov. Dshambul, 50 km boreali — orientali pagi Akdshar. Reproductio prima: Priaralskaja statio experimentalis (Tschelkar) (VIR), 19 VI 1974, k-77, G. D. Soskov (LE).

7. *C. × pseudotetrapterum* Sosk. hybr. nov. (*C. aphyllum* × *C. murex* Bunge). — A *C. aphyllum* haec hybrida alis durioribus, excrescentiis aculatis in margine alae, corticis colore griseo-fusco differt. T y p u s: Priaralje borealis, arenae Malye Barsuki, statio Kara-Czokat, 10 VI 1909, N. Androssov (LE).

8. *C. × barsukiense* Sosk. hybr. nov. (*C. aphyllum* × *C. murex*). — Haec hybrida fructus structura *C. acanthopterum* Borszcz. affinis est, sed a qua alis et setis durioribus, corticis colore intermedio a griseo ad rubro-fuscum differt. T y p u s: Kazachstanica borealis, prov. Aktjubinsk, 1.5 km orientali stationis Tshelkar, arenae Bolschiye Barsuki, 28 VII 1970, fr. № 188, G. D. Soskov (LE). P a r a t y p u s: Ibidem, 7 VI 1970, fl., № 1, G. D. Soskov (LE).

9. *C. × pseudomuravljanskyi* Sosk. hybr. nov. (*C. acanthopterum* Borszcz. × *C. aphyllum*). — A hybrida *C. × muravljanskyi* (*C. acanthopterum* × *C. leucocladum*) corticis colore intermedio a griseo ad rubro-fuscum differt. T y p u s: Mujunkum australis, prov. Dshambul, 50 km boreali-orientali pagi Akdshar. Reproductio prima: Priaralskaja statio experimentalis (Tschelkar) (VIR), 19 VI 1974, № k-77, G. D. Soskov (LE).

10. *C. × zaissano-muravljanskyi* Sosk. hybr. nov. (*C. crispum* Bunge × *C. rubicundum* Bunge). — A hybrida *C. × muravljanskyi* Pavl. cortice conspicuo rubro-fusco, alis et setis duris differt. T y p u s: prov. Orientali-Kazachstanica, convallis Zaissan, arenae Tschoerno-Irtyschskie, 4 km boreali pagi Ulkun-Karatal, 14 VII 1966, № 1142, fr., G. D. Soskov (LE). P a r a t y p i: ibidem, 15 VII 1966, № 1169, idem (LE); ibidem, pars occidentalis arenis Taskumy, 19 VII 1966, № 1262, idem (LE).

#### ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. (1967). Необыкновенная находка новой каллифизы (*Calliphysa*) в Северном Приаралье. Изв. АН КазССР, сер. биол., 1: 28—33. — Годвинский М. И. (1968). Новый вид *Calligonum* L. из секции *Calliphysa* (Fisch. et Mey.) Endl. Бот. матер. Герб. Инст. бот. АН КазССР, 5: 30. — Сосков Ю. Д. (1968). Использование закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. Бот. ж., 53, 4. — Сосков Ю. Д. (1974). О секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandr. рода *Calligonum* L. Новости сист. высш. раст., 11. — Сосков Ю. Д. (1975). Секция *Calligonum* рода *Calligonum* L. Новости сист. высш. раст., 12. — Fisher F. E. L., C. A. Meyer. (1835). Index seminum, quae Hortus botanicus Imperialis petropolitanus pro mutua commutatione offert. Accedunt animadversiones botanicae nonnullae. 1: 24.

Всесоюзный научно-исследовательский  
институт растениеводства  
им. Н. И. Вавилова,  
Ленинград.

Получено 2 IX 1974.

## СООБЩЕНИЯ

УДК 631.175 : 581.524.44 : 581.526.53 (5+6)

Ю. М. Мирошниченко

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ПРОДУКТИВНОСТИ  
В ФИТОЦЕНОЗАХ АФРО-АЗИАТСКОЙ АРИДНОЙ ОБЛАСТИYU. M. MIROSHNICHENKO. PECULIARITIES OF SEASONAL DYNAMICS  
OF PRODUCTIVITY IN PHYTOCENOSES OF AFRO-ASIATIC ARID AREA

Сообщаются результаты исследования круглогодичной динамики запасов зеленой фитомассы основных фитоценозов в аридных районах северной Африки, Турана и Монголии, а также литературные данные по северному Турану, Забайкалью и Внутренней Монголии (КНР) с целью выяснения влияния климатических условий на сезонный ход и темп накопления фитомассы. Выявлены и объяснены особенности динамики зеленой фитомассы в разных частях Афρο-Азиатской аридной области.

Е. М. Лавренко (1962) определил положение аридных районов Евразии и Северной Африки в системе ботанико-географического разделения Земли и дал детальную характеристику их физико-географических условий, состава флоры, ее районирования и особенностей растительности пустынь.

Учитывая своеобразие и специфичность климатических условий в различных частях огромной Афρο-Азиатской аридной области (А.-А. а. о.), мною была поставлена цель — выяснить влияние климатических условий на ход и темп накопления зеленой части фитомассы в основных растительных сообществах А.-А. а. о. Для этого были использованы наши данные по Высоким плато Алжира, Западному Прикаспию, Восточным Каракумам (Репетек), горностепной, степной, пустынно-степной и пустынной зонам Монголии (МНР), а также данные по Северному Прикаспию Т. К. Гордеевой (Каменецкая и др., 1955), К. Турсунбаева (1970) по Устюрту, А. Ф. Иванова (1964) по Внутренней Монголии КНР, А. А. Горшковой (1964) по Забайкалью (рис. 1).

Для климата А.-А. а. о. в целом характерны небольшое количество осадков, высокая температура летом, низкая влажность воздуха (рис. 2 и 3). Средние многолетние осадков и среднемесячных температур: Высоких плато Алжира — 288 мм и 16.2°, северной части Сахары (Лагуат) — 167 мм и 17.7°, глубинных районов Сахары (Эль-Голеа) — 50 мм и 22°, южной части Турана (Восточные Каракумы, Репетек) — 113 мм и 16.4°, северной части Гоби (Далан-Дзадагад, МНР) — 130 мм и 3.9°, Алашаньской Гоби — 68 мм и 8.1°. В степях северного Турана и Монголии осадков выпадает больше, а среднемесячная температура ниже (рис. 2). Осадки в разных частях А.-А. а. о. — в Северной Африке, Средней и Центральной Азии (МНР) отличаются неравномерным их выпадением по сезонам года (Лавренко, 1962). На высоких плато Алжира и северной окраине Сахары большая часть осадков приурочена к зиме (31%), весне (32%) и осени (26%), меньшая — к лету (11%). В южной части Турана (Восточных Каракумах) основная часть осадков выпадает зимой (39%) и весной (48%), очень мало поздней осенью (11%) и ничтожно мало летом (2%). В северной части Турана максимум осадков выпадает летом при значительном их количестве весной и осенью и небольшом — зимой. Аридные районы Центральной Азии (Ц. А.) в пределах МНР характеризуются резкой приуроченностью осадков к лету, до 69—84% от годового количества (см. таб-

лицу), что подчеркивалось А. А. Юнатовым (1954), Е. М. Лавренко (1962) и др. Зима в степях и пустынях МНР очень суровая и длительная, в январе средняя месячная температура в горной степи  $-27^{\circ}$ , в сухой степи

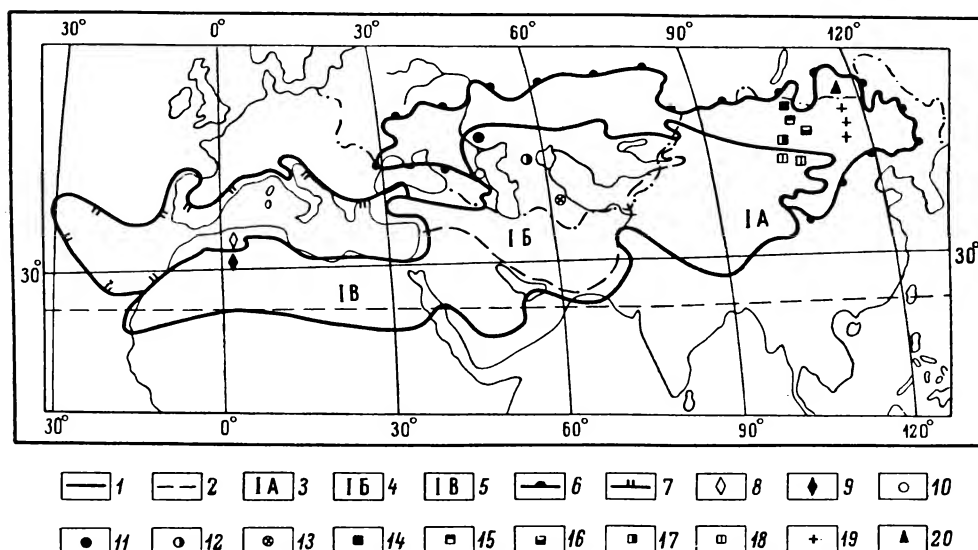


Рис. 1. Местонахождение ключевых участков по определению динамики фитомассы. Ботанико-географическое разделение Древнего Средиземья по Е. М. Лавренко, 1962.

1 — граница Сахаро-Гобийской пустынной области; 2 — границы подобластей; 3 — Центрально-Азиатская (IA); 4 — Ирано-Туранская (IB); 5 — Сахаро-Синдская (IB); 6 — граница Евразийской степной области; 7 — граница Средиземноморской «вечнозеленой» области; 8 — Высокие плато Алжира; 9 — Сахара; 10 — Северо-Западный Прикаспий; 11 — Северный Прикаспий; 12 — Устюрт; 13 — Восточные Каракумы (Репетек); 14 — горностепная зона МНР (Жаргалант); 15 — северная подзона степной зоны МНР (Маниту); 16 — южная подзона степной зоны МНР (Угомэр); 17 — пустынно-степная зона (Дальгэрхангай); 18 — пустыня (Алашаньская Гоби); 19 — степи Внутренней Монголии КНР; 20 — степи Забайкалья.

$-21^{\circ}$ , в пустынной степи  $-15.4^{\circ}$  и даже в пустыне Алашаньская Гоби  $-12^{\circ}$ . В северном Туране зима короче и менее суровая, особенно в Западном Прикаспии. Вегетация растений весной в северном Туране обычно не задерживается из-за недостатка влаги в почве. Ограничивающим фактором может быть низкая температура. Вегетация начинается в марте—

#### Количество осадков по сезонам года в Афро-Азиатской аридной области (А.-А. а. о.)

Район	Среднее многолет- нее коли- чество, мм	Осень		Зима		Весна		Лето	
		мм	%	мм	%	мм	%	мм	%
Высокие плато Алжира	291	76	26	88	31	93	32	34	11
Северная Сахара (Лагуат)	167	58	35	38	23	47	28	24	14
Южный Туран (Восточные Каракумы)	113	12	11	44	39	54	48	3	2
Северо-западный Туран (Прикаспий)	292	71	24	51	17	69	24	101	35
Горностепная зона МНР	265	44	17	8	3	29	11	184	69
Северная подзона степной зоны МНР	249	29	12	2	1	16	6	202	81
Южная подзона степной зоны МНР	199	26	13	5	2	15	8	153	77
Пустынно-степная зона МНР	129	16	13	4	3	16	12	93	72
Пустынная зона Алашаньской Гоби МНР	68	2	3	0	0	9	13	57	84

апреле. В степях МНР возобновление вегетации растений задерживается из-за низкой температуры и сильной сухости почвы и воздуха. Вегетация начинается в северных степях МНР в конце апреля—начале мая, в сухих степях — во второй половине апреля. В пустынных гобийских степях вегетация начинается в первой половине апреля, в Алашаньской Гоби — в начале апреля. Однако из-за чрезвычайной сухости почвы и воздуха отрастание побегов идет медленно, они часто подсыхают и продуцирование фитомассы весной очень слабое.

Высокие плато, северная Сахара и южная часть Турана (Каракумы) имеют большое сходство по абсолютным показателям и сезонному ходу температуры, по приуроченности основной массы осадков к зимне-весеннему периоду. Однако зима на Высоких плато мягче, небольшие отрицательные температуры (до  $-6^{\circ}$ , Rodin, 1970) бывают очень редко, а летом

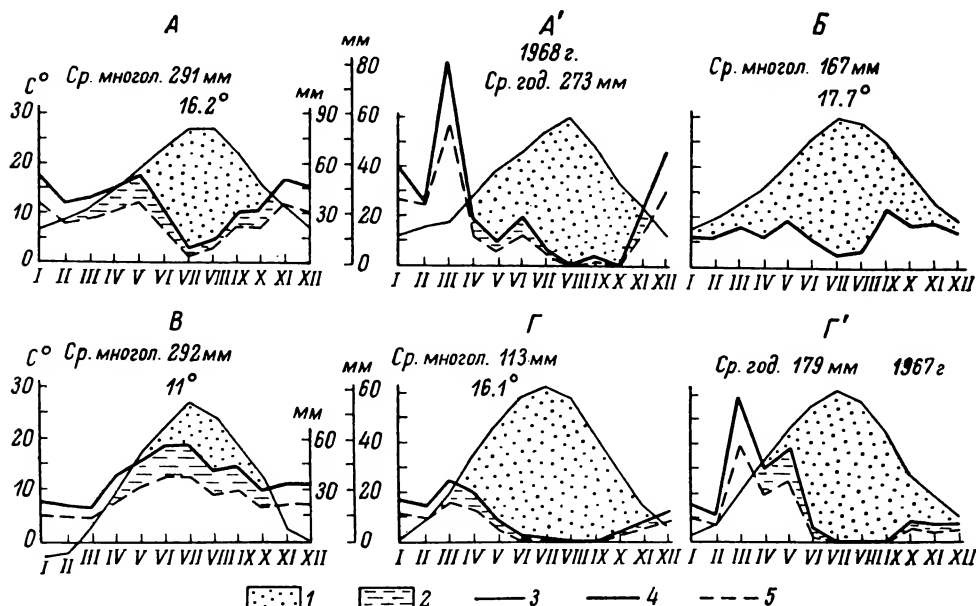


Рис. 2. Климатодиаграммы (по Госсену-Вальтеру).

1 — абсолютная засуха; 2 — сухой период (полузасушливый); 3 — ход температуры; 4 — кривая хода осадков (10° соответствуют 20 мм осадков, выявляется период абсолютной засухи); 5 — кривая хода осадков (10° соответствуют 30 мм осадков, выявляется полузасушливый период). А, Г и т. д. — средние многолетние данные, со штрихом (А', Г' и т. д.) данные в год исследований. А, А' — Алжир, Высокие плато (Ксар-Шеллала); Б — Северная Сахара (Лагуат); В — Западный Прикаспий (Терекли-Мектеб); Г, Г' — Каракумы (Репетек); Д, Д' — горно степная зона Монголии (МНР, Хара); степная зона, подзоны: Е, Е' — северная (Маниту); Ж, Ж' — тырсовая (Ундур-Хан); З, З' — южная сухая (Чойрен); И, И' — пустынно-степная зона МНР (Далан-Дзадагад); К — пустынная зона (Алашаньская Гоби, ст. Лясинмяо).

температура ниже ( $27^{\circ}$ ), чем в Каракумах, где она достигает  $31^{\circ}$  (рис. 2). В глубинных районах Сахары (Эль-Голеа, Уаргла) средняя температура июля  $34^{\circ}$ , среднее годовое количество осадков 50 мм. Теплая осень и нехолодная зима на Высоких плато Алжира при значительных осадках обуславливают начало вегетации многих растений с осени. В южном Туране вегетация многих растений начинается поздней осенью или зимой, в зависимости от сроков выпадения осадков, приостанавливая в короткие морозные периоды в декабре—январе.

Сравнение климатодиаграмм по средним многолетним данным показывает, что в северной Сахаре абсолютная засуха наблюдается в течение круглого года, на Высоких плато Алжира — 6 месяцев, в южном Туране (Репетек) — 8 месяцев, в северном Туране — 4—5.5 месяца. В горных и северных степях Центральной Азии (МНР) абсолютная засуха отсутствует, в сухих степях МНР наблюдается в течение 1.5 месяца весной и 1 месяца осенью, в пустынных степях МНР засуха длится в среднем 7 месяцев, в Алашаньской Гоби — 8 месяцев (рис. 2).



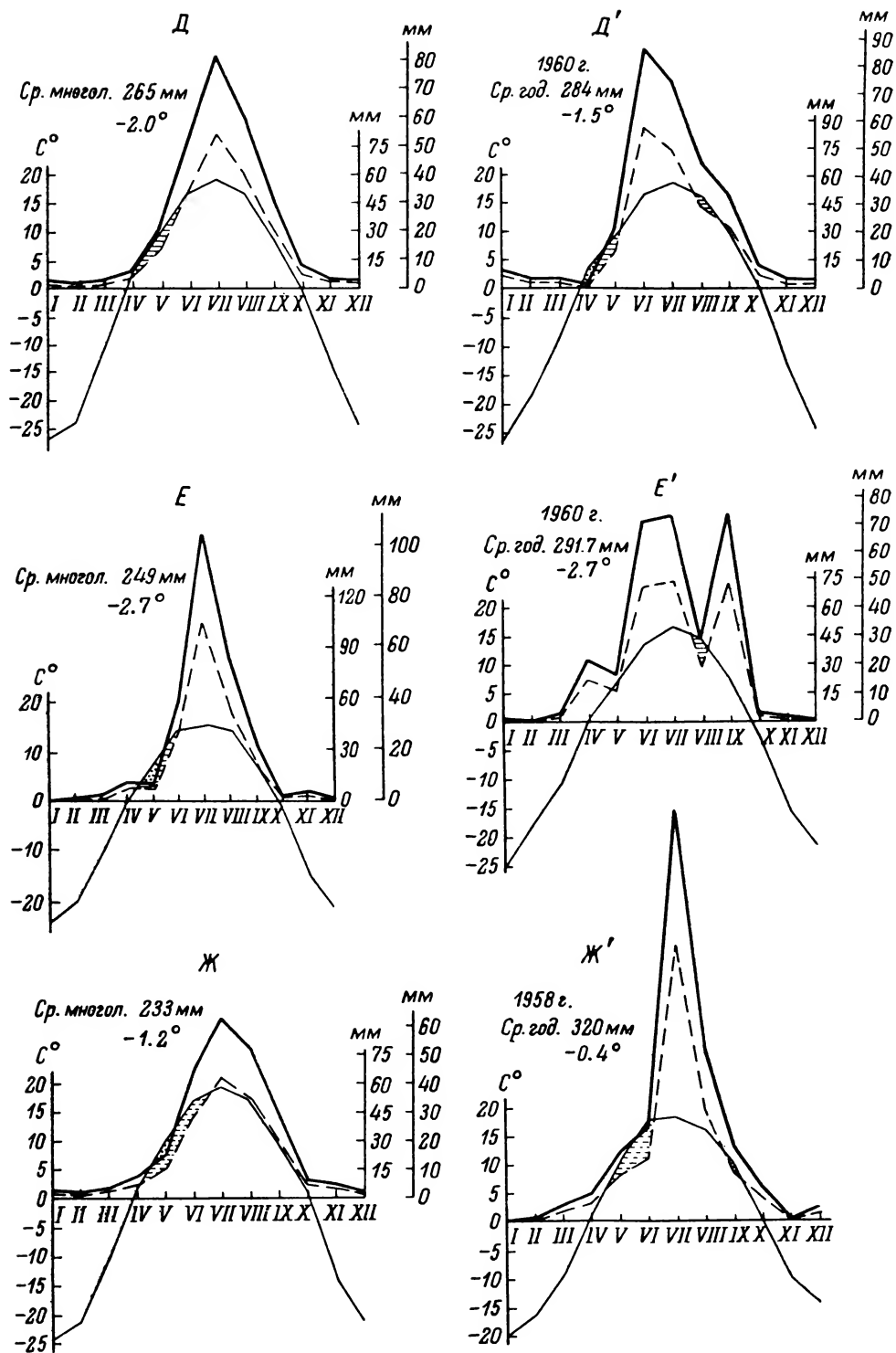


Рис. 2 (продолжение).

Сравнение данных по годовому ходу относительной влажности воздуха (рис. 3) показывает, что наименьшая влажность наблюдается в Центральной Азии, в Алашаньской Гоби (20%). В северной части Гоби минимальная влажность выше (28%). Севернее она достигает 36% в сухих и 47% в горных степях. Летом относительная влажность воздуха в степях МНР довольно высокая — 60–66%, в пустынных степях 42%, в Алашаньской Гоби 27%. Минимальная влажность воздуха в Центральной Азии наблю-

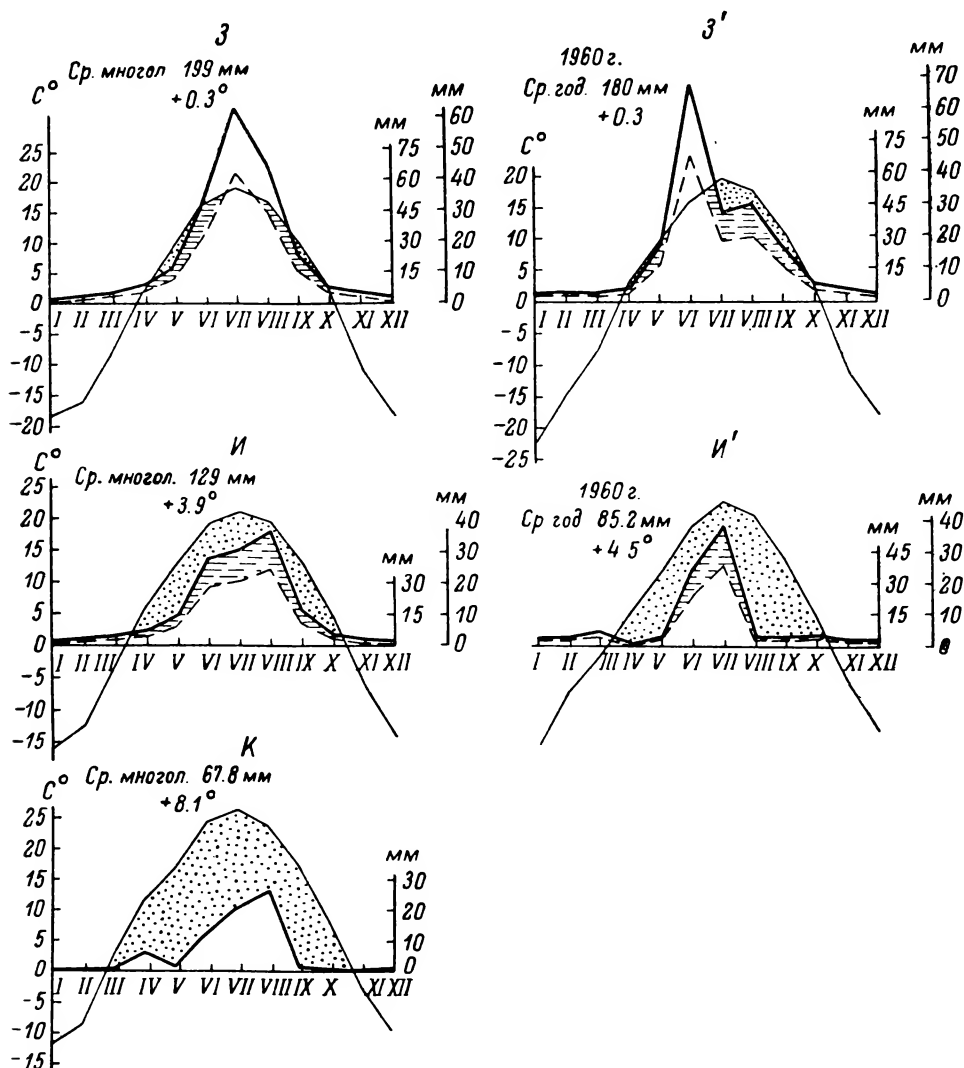


Рис. 2 (продолжение).

дается в апреле—мае, в Средней Азии — в летние месяцы, с минимумом 30–35%.

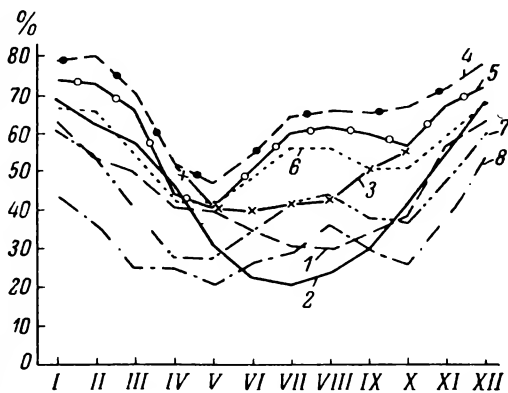
Высокая температура, ничтожно малое количество осадков, низкая влажность воздуха, длительный период абсолютной засухи в конце весны и летом в Северной Африке и Туране обуславливают летний период покоя у многих видов растений. Это приводит к резкому уменьшению продуктивности растений летом в Северной Африке в связи с отмиранием части побегов. В отличие от Северной Африки и Турана степи Монголии не подвергаются выгоранию, хотя в отдельные очень засушливые годы нарастание фитомассы происходит очень слабо. В гобийской части МНР при задержке осадков отросшие побеги подсыхают, особенно у *Stipa gobica* Roshev.,

*S. glareosa* P. Smirn., *Cleistogenes mutica* Keng, а у видов *Allium* они усыхают почти нацело, зелеными сохраняются только основания побегов. При достаточном количестве осадков плодоношение *Stipa gobica*, *S. glareosa* наблюдается в середине июня, цветение луков с июня до сентября, плодоношение в августе—начале сентября. Таким образом, вегетация растений в Гоби проходит без характерного для Северной Африки, Причерноморья и Турана летнего периода покоя растений.

Изучение динамики продуктивности зеленой фитомассы проводилось в Алжире с конца 1967 г. в течение всего 1968 и 1969 гг. на экспериментальных стационарных участках. На каждом участке закладывались постоянные укосные площадки, по углам забивались колышки и опоясывались шпагатом. Укосные площадки (трансекты) шириной 0.5—2 м и длиной 2—20 м закладывались 1 раз в месяц по 100—150 повторностей каждый раз на площади 250—1800 м<sup>2</sup>. У каждой особи доминантов измерялись диаметры кроны и оснований, высота побегов, определялась жизненность, после чего зеленая масса срезалась отдельно по видам, сушилась до воздушно-сухого состояния и взвешивалась. Остальные растения срезались отдельно по видам, сушились и взвешивались. В Западном Прикаспии в 1954—1957 гг. и в Монголии в 1958—1961 гг. для определения продуктивности применялся метод укосных площадок по 2.5 м<sup>2</sup> в 4—6 повторностях в течение всего года. В Каракумах в 1966—1967 гг. использовался метод мо-

Рис. 3. Годовой ход относительной влажности воздуха (%).

1 — Сахара (Лагунат); 2 — Каракумы (Репетек); 3 — Западный Прикаспий; МНР: 4 — горнотепная зона (Хара); 5 — тырсовая подзона (Ундур-Хан) и 6 — южная подзона (Чойрен) степной зоны; 7 — пустынно-степная зона (Далан-Дзадаг); 8 — пустынная зона, Алашаньская Гоби (Лясинмяо).



дельных особей для саксаулов и укосных площадок для травянистых растений. В Прикаспии и Монголии экспериментальные участки были выбраны на зимних пастбищах, где выпас летом не проводится, рост и развитие растительности проходит нормально без угнетающего влияния стравливания. В Каракумах изучение динамики продуктивности проводилось в заповеднике, вне влияния выпаса. В Северной Африке исследования проводились на пастбищах, которые ранее были подвержены очень сильной пастбищной дигрессии вследствие постоянного, ежедневного стравливания. Экспериментальные участки были огорожены и охранялись сторожами. После огораживания растительность участков развивалась без влияния выпаса. Урожай зеленой фитомассы приводится в воздушно-сухом состоянии для всех районов, кроме Каракумов, по которым данные — в абсолютно-сухом состоянии.

Круглогодичные исследования динамики продуктивности проводились во всех основных фитоценозах на Высоких плато, расположенных между Телль-Атласом и Сахарским Атласом на высоте 800—900 м над ур. м. Почвы серо-коричневые (Vinogradov, Rodin, 1970), суглинистые, мало-мощные, с близким залеганием карбонатной коры. Участки с средиземноморско-сахаросиндской полынью *Artemisia herba-alba* Asso располагались на плоской равнине. Растительный покров полынных и солянковых фитоценозов Высоких плато Алжира сильно деградирован вследствие чрезвычайно интенсивного выпаса, растительность очень разреженная и низкорослая (5—15 см) с очень небольшим общим урожаем зеленой фитомассы — 0.1—0.4 (0.6) т/га. На 1 га насчитывается 5000—125 000 особей полыни. Общее проективное покрытие (пр. п.) 2—10%, с 5—26 видами растений на 100 м<sup>2</sup>. Часто встречаются оголенные пятна. Через 4 месяца после изо-

ляции от выпаса здесь появилось до 75 видов растений с пр. п. до 25%. На изолированных от выпаса участках хорошо развивались: *Stipa parviflora* Desf., *S. lagascae* Roem. et Schult., *Calendula aegyptiaca* Desf., *Salvia verbenaca* (L.) Cavan., *Scorzonera alexandrina* Boiss., *Plantago lagopus* L., *P. ovata* Forsk., *Eruca vesicaria* (L.) Cavan., *Leontodon hispidulus* (Del.) Boiss., *Nasturtiopsis coronopifolia* (Desf.) Boiss.

После прекращения выпаса появился даже ковыль *Stipa barbata* Desf., ни разу не встречавшийся на выпасаемых пастбищах. У полыни хорошо отрастали однолетние побеги, появилось много ее всходов, до 5—14 на 1 м<sup>2</sup>. Высота взрослых особей полыни была 20—35 см. Изоляция от выпаса преобразила растительный покров. Вместо редких объединенных кустиков полыни аспект стал ковыльным (*S. parviflora*, *S. barbata*, *S. lagascae*), высота генеративных побегов *S. parviflora* и *S. barbata* достигала 50—70 см. Итак, изоляция участков способствовала частичному восстановлению растительности, нарушенной чрезмерным выпасом. Наши исследования позволяют сделать вывод, что широко распространенные на Высоких плато Алжира полынные сообщества с *Artemisia herba-alba* являются вторичными, возникшими в результате пастбищной дигрессии на месте коренных ценозов со *Stipa parviflora* и *S. barbata*. При усилении пастбищной дигрессии выпадает и *Artemisia herba-alba*, уступая место *Peganum harmala* L., *Filago germanica* L. и другим дигрессионным видам.

В районе наших работ на Высоких плато Алжира (35° с. ш. и 2° в. д., рис. 1) в год исследований (1968 г.) выпало 273 мм осадков, 94% от нормы. Количество их зимой было близким к норме, весной несколько больше (112 против 93 мм), летом меньше (26 против 32 мм), осенью в 3 раза меньше нормы (25 против 76 мм).

Ход накопления зеленой фитомассы полыни *Artemisia herba-alba* в 1968 г. характеризовался слабым приростом в январе—марте, до 5% от максимума. Затем в апреле—первой половине мая шел энергичный рост побегов и к 17 V урожай зеленых побегов составил 80% от максимума. В июне—первой половине августа наступает летний период покоя с опадением многих листочков, урожай снижается до 68% от максимума. В сентябре в год наблюдений урожай полыни стал повышаться и достиг максимума 10 XI — 0.82 т/га (рис. 4, б'). Динамика накопления фитомассы ковылей и других травянистых растений в полынном сообществе отличается более быстрым образованием большей фитомассы в марте и апреле, с приуроченностью ее максимума к концу апреля (рис. 4, б). В мае наблюдается подсыхание, а затем и разрушение трав, что приводит к снижению их запаса с 0.38 до 0.16 т/га в начале августа и до 0.1 т/га в конце октября. После выпадения осадков в ноябре—декабре началось интенсивное отрастание всех растений. Урожай травянистой фракции зимой в 1969 г. был поэтому более высоким и достигал в январе 0.19, в феврале 0.27, в марте 0.38, в апреле 0.46 т/га.

Сезонная динамика зеленой массы южносредиземноморского крупноплотнoderновинного ковыля *Stipa tenacissima* Loefl. (по-арабски альфа) изучалась на ровном участке подгорной равнины с очень маломощными серокоричневыми сильно защебненными супесчаными почвами с близким залеганием карбонатов (рис. 4, а) и на каменистых склонах невысокого хребта (рис. 4, а'). Количество особей альфы на равнинах достигает 8300 шт/га с проективным покрытием 20%, по склонам — 6600 шт./га с покрытием 17%. Высота вегетативных побегов 40—70 см, генеративных 100—150 см, диаметр дерновины 20—100 см. Альфа вегетирует в течение круглого года.

Сезонный ход накопления фитомассы альфы характеризуется заметным приростом во второй половине зимы и в марте и очень энергичным в апреле за счет отрастания новых побегов. Максимальный урожай 1.74 т/га на равнине и 1.52 т/га на склонах был зафиксирован в середине мая. Летом верхние части побегов подсыхают, зелеными остаются лишь нижние части на 10—15 см от почвы. В конце лета и осенью урожай достигает минимума. С выпадением осенних и зимних дождей образуются новые побеги, и урожай повышается. Кроме альфы, в сообществах насчитывается

50—55 других видов растений, но их участие крайне незначительное и все они образуют незначительную фитомассу порядка 0.1 т/га.

Динамика продуктивности южносредиземноморского корневищного злака *Lygeum spartum* Loefl. (сennaк) изучалась на равнине с очень маломощными серокоричневыми супесчаными сильно защебненными почвами, подстилаемыми карбонатной корой. Число особей — 20—53 тыс. на 1 га, пр. п. — 15—20%. Высота вегетативных побегов 10—15 см, генеративных — 30—40 см. У сennaка новые побеги появляются в конце осени и зимой. Темп накопления зеленой фитомассы слабый (рис. 4, в), максимум ее (0.34 т/га) достигается в конце мая, затем до зимы происходит постепен-

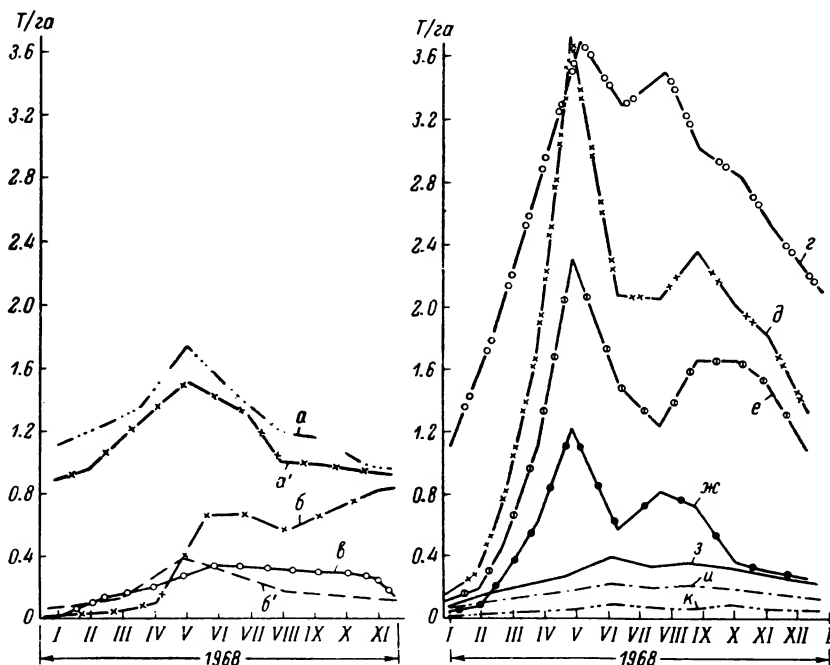


Рис. 4. Динамика зеленой фитомассы в т/га в воздушно-сухом состоянии на Высоких плато Алжира, 1968 г.

а — урожай *Stipa tenacissima* в ass. *Stipa tenacissima* на равнине; а' — урожай *S. tenacissima* в ass. *S. tenacissima* на каменистых склонах; ass. *Artemisia herba-alba*; б — урожай *Artemisia herba-alba*; б' — урожай *Stipa parviflora* и других травянистых растений; в — урожай *Lygeum spartum* в ass. *Lygeum spartum*; ж — ass. *Salsola tetrandra*; з — общий урожай ass. *Atriplex halimus*+*Suaeda pruinosa*; в том числе и — *Atriplex halimus*, ж — *Suaeda pruinosa*; з — общий урожай ass. *Suaeda fruticosa*+*Anabasis oropediorum*+*Atriplex glauca*+*Noaea mucronata*+*Suaeda pruinosa*+*Salsola vermiculata*+*Artemisia herba-alba*; в том числе и — *Suaeda fruticosa*, к — *Anabasis oropediorum*.

ное усыхание побегов. Сennaк хорошо выдерживает засуху, снижение запаса зеленой фитомассы летом у него происходит едва заметно, а у альфы побеги летом усыхают быстро, что приводит к резкому падению запасов ее фитомассы. Слабое влияние летней депрессии на корневищный сennaк можно объяснить его мощно развитой корневой системой, обеспечивающей нормальную жизнедеятельность побегов. У альфы усыхание побегов происходит интенсивнее вследствие слаборазвитой корневой системы, не обеспечивающей достаточным количеством влаги мощную надземную часть растения высотой 40—70 см.

Фитоценозы с полукустарничковыми солянками *Suaeda fruticosa* (L.) Forsk., *S. pruinosa* Lange, *Anabasis oropediorum* Maire и другими на плоских участках равнины с очень маломощными суглинистыми щебнистыми серокоричневыми почвами и с близким подстиланием карбонатной коры имеют около 70 тыс. низкорослых особей на 1 га с пр. п. 8—10%. Отрастание зеленых побегов начинается поздней осенью и зимой. Ход накопления зеленой фитомассы характеризуется очень слабым ее приростом (рис. 4, з, и, к), с достижением максимума 0.39 т/га в начале июня. После летней

депрессии наблюдается слабое повышение запаса фитомассы до 0.35 т/га, после чего он постепенно снижается.

В долинах пересыхающих ручьев (уэдов) на слаборазвитых аллювиальных солончаковых тяжелосуглинистых почвах с близким залеганием грунтовых вод (2—3 м) изучались сообщества с *Atriplex halimus* L. и *Suaeda pruinosa* Lange. Число особей *A. halimus* 7400, *S. pruinosa* 13 000 на га с пр. п. 45%. Высота *A. halimus* 50—80 см, *S. pruinosa* 15—20 см. Другие растения малочисленны, 10—16 видов на 100 м<sup>2</sup>, образующие небольшой запас фитомассы. Темп накопления фитомассы отличается слабым приростом с конца осени до февраля, после чего происходит чрезвычайно быстрое ее продуцирование с достижением максимума (3.72 т/га) к началу мая (рис. 4, д, е, ж). Летом уровень грунтовых вод опускается глубже, растения не обеспечиваются достаточным количеством влаги и начинается интенсивное опадение листьев, в связи с чем урожай резко снижается, до 55% от максимума. В декабре остается лишь 35% от большого летнего урожая. Данные сообщества занимают небольшие площади, но имеют огромное значение как источник кормов в засушливый летний период.

К аналогичным местообитаниям по уэдам приурочены и фитоценозы с *Salsola tetrandra* Forsk. Она произрастает отдельными широко расползанными ( $d=1-2$  м) невысокими кустами (15—25 см). Число особей 1700 на 1 га, пр. п. 25%. Другие виды растений встречаются единично. Темп накопления зеленой фитомассы также высокий, максимальный ее запас 3.71 т/га (рис. 4, з). Летом *S. tetrandra* испытывает депрессию, но очень незначительную, запас снижается до 88% от максимума, затем повышается в августе до 93%, после чего происходит постепенное уменьшение ее запаса.

Определение запаса фитомассы в северной Сахаре проводилось в 40 км южнее оазиса Лагуат, на плоской равнине, в очень разреженных группировках с альфой. На 1 га насчитывалось 200—300 особей альфы высотой 15—30 см. Урожай в октябре достигал лишь 0.07 т/га. Южнее оазиса Эль-Голеа урожай в солянковых фитоценозах составлял 0.006—0.01 т/га.

В южном Туране вегетация эфемероида *Carex physodes* Bieb. (илак) и эфемеров начинается поздней осенью или зимой, в зависимости от влажности, прерываясь в холодные периоды. В феврале у илака образуется 30—35, в марте 45—55% фитомассы от максимума, который наблюдается в середине апреля и достигал в 1967 г. 0.2 т/га. В конце апреля—начале мая эфемеры и илак подсыхают и вскоре засыхают. Вегетация у черного и белого саксаулов *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge и *H. persicum* Bunge начинается зимой, но образование фитомассы зеленых побегов очень замедлено (рис. 5). К 25 IV запас зеленой фитомассы у саксаула черного достигал 2%, у с. белого 4%, 31 V — 15 и 26% соответственно, 30 VI — 35 и 33%. Темп накопления зеленой фитомассы у с. черного очень высокий, хотя в очень жаркие периоды он тормозится за счет частичного опадения зеленых побегов. Интенсивность опадения побегов с. черного объясняется тем, что боковые побеги 2-го и 3-го порядка легко опадают, побеги 1-го порядка сохраняются хорошо. Интересно отметить, что интенсивность накопления фитомассы ассимиляционных<sup>1</sup> и генеративных побегов с. черного до июля выше, чем у зимующих побегов. Соотношение между типами однолетних побегов у с. черного к началу июля таково: на ассимиляционные побеги приходится 87.6, генеративные 4.1, зимующие 8.3%. В 1967 г. максимальный запас зеленых побегов с. черного составлял 2 X 1.81 т/га в асс. *Haloxylon ammodendron* — *Carex physodes* с проекцией крон с. черного 20% от общей площади.

У с. белого интенсивность накопления зеленой фитомассы значительно слабее, чем у с. черного. В летние месяцы в период очень высоких температур опадение побегов превышает прирост, в связи с чем запас фитомассы с. белого снижается, хотя и кратковременно (рис. 5). Слабый прирост зе-

<sup>1</sup> Под ассимиляционными побегами имеются в виду опадающие вегетативные побеги этого года.

ленных побегов у с. белого объясняется нами (1968, 1974а, 1974б) меньшей в 4—5 раз влажностью почво-грунтов летом и осенью под с. белым, чем под с. черным. Однако в апреле и первой половине мая, когда влажность почво-грунтов в верхнем метровом слое после зимне-весенних осадков в подкронных пятнах у обоих саксаулов примерно одинаковая, темпы нараста-

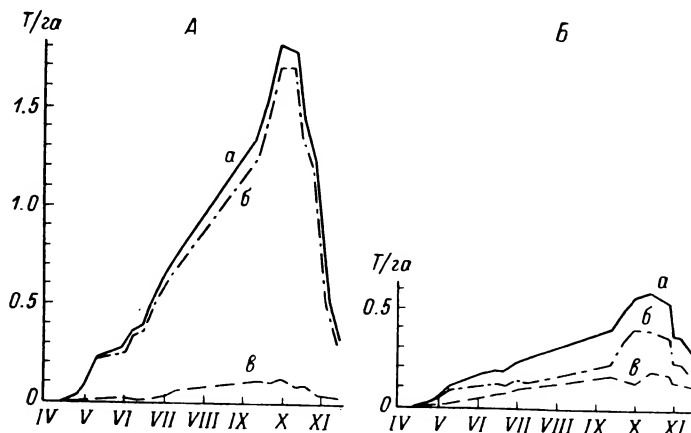


Рис. 5. Динамика зеленой фитомассы в т/га в абсолютно сухом состоянии в Восточных Каракумах (Репетек), 1967 г.

А — *Haloxylon ammodendron*; Б — *H. persicum*. а — общий вес всех зеленых побегов; б — вес ассимиляционных и генеративных побегов; в — вес зимующих побегов.

ния фитомассы у них близки. Темп накопления фитомассы ассимиляционных побегов с. белого весной выше, чем у зимующих, но летом фитомасса нарастает интенсивнее у зимующих побегов (рис. 5). Соотношение между типами побегов в начале июля таково: ассимиляционные 40, генеративные 20, зимующие 40%. Максимальный запас зеленых побегов с. белого составлял 12 X 0.59 т/га в абсолютно сухом состоянии. При опадении по-

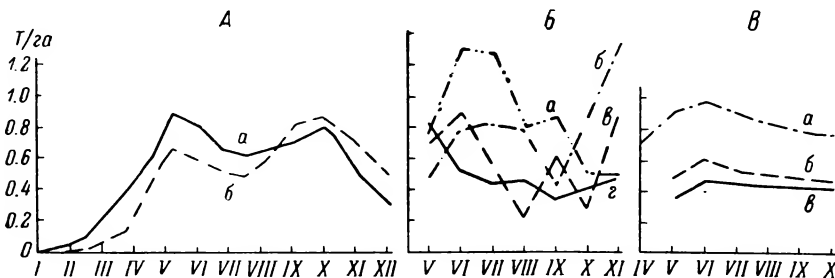


Рис. 6. Динамика зеленой фитомассы в т/га в воздушно-сухом состоянии.

А — Западный Прикаспий, 1956 г., Ю. М. Мирошниченко: а — *Agropyrum sibiricum* + *Kochia prostrata*, б — *Artemisia lercheana* + *Agropyrum sibiricum*; Б — Северный Прикаспий, 1955 г., Т. К. Гордеева: а — *Stipa capillata* + *Festuca sulcata*, б — *Agropyrum pectiniforme* + *A. desertorum*, в — *Kochia prostrata* + *Artemisia pauciflora*, г — *Pyrethrum achilleifolium* + *Agropyrum desertorum* + *Artemisia austriaca* + *Aneurolepidium ramosum*; В — Устьют, 1966 г., К. Турсунбаев: а — *Salsola arbusculiformis* + *Anabasis salsa* + *Artemisia terrae albae*, б — *Anabasis salsa* + *Artemisia terrae albae*, в — *Anabasis salsa*.

бегов осенью после достижения максимального запаса сохранность зимующих побегов с. белого лучше, чем ассимиляционных. У с. белого побеги всех типов после вегетации сохраняются лучше, чем у с. черного. Так, 12 XI на ветвях с. черного оставалось 17% ассимиляционных и 19% зимующих побегов, у с. белого — 40 и 62% от максимального запаса.

В сообществах северного Турана сезонный ход накопления фитомассы (рис. 6) отличается от такового в Северной Африке и южном Туране. Вегетация в северном Туране начинается позже, в начале весны (в Западном Прикаспии и некоторых других районах она начинается осенью, преры-

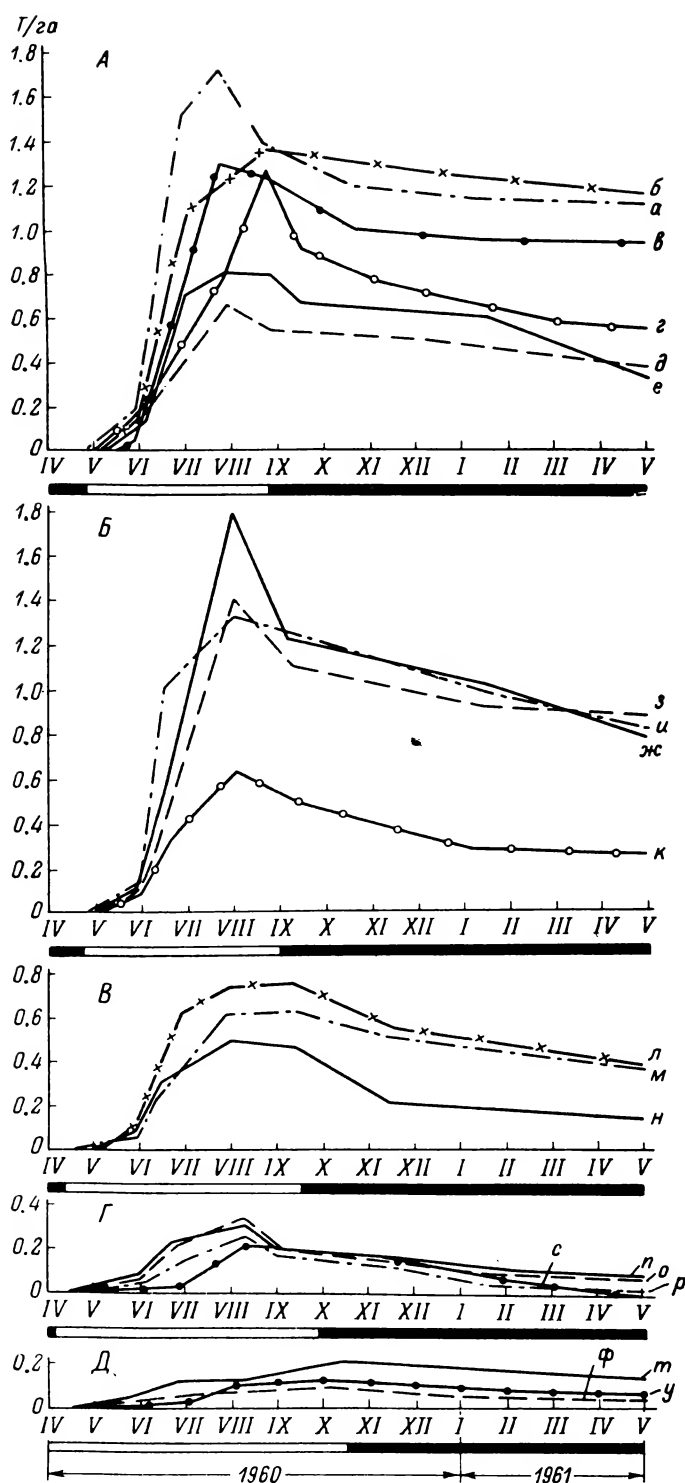


Рис. 7.



ваясь в морозные периоды). Летом период покоя наступает в более поздние сроки, чем в Северной Африке и южном Туране и приходится на вторую половину июня—июль—август.

Растительность степей и пустынь Центральной Азии, в частности в Монголии (МНР), вследствие суровой морозной зимы, холодной весны и сильной сухости почвы весной отличается от растительности Северной Африки и Турана поздним началом вегетации: в горностепной зоне — в конце апреля—начале мая, в пустынной — в первой половине апреля.

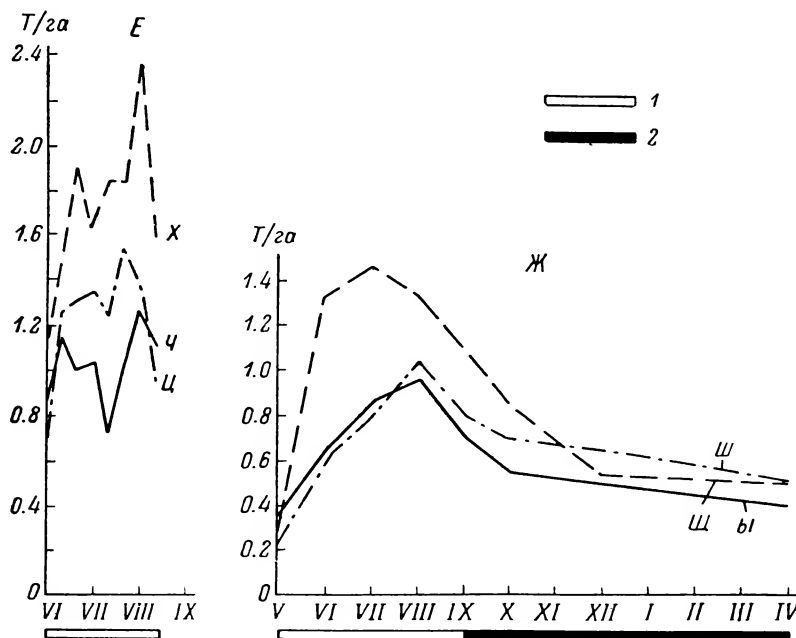


Рис. 7 (продолжение). Динамика зеленой фитомассы в т/га в воздушно-сухом состоянии, 1960 г. Ю. М. Мирошниченко.

А — горная степь МНР (Жаргалант): а — *Poa botryoides*+*Stipa decipiens*, б — *Stipa decipiens*, в — *Tanacetum sibiricum*+*Stipa decipiens*+*Herbae stepposae plurimae*, г — *Artemisia frigida*+*Koeleria gracilis*+*Herbae stepposae*, д — *Chamaerhodos altaica*+*Potentilla acaulis*+*Artemisia frigida*+*Festuca lenensis*, е — *Festuca lenensis*. Степная зона: Б — разнотравно-злаковая (северная) степь (Маниту): ж — *Poa botryoides*+*Aneurolepidium pseudoagropyrum*+*Cleistogenes squarrosa*, з — *Koeleria gracilis*+*Stipa decipiens*+*Herbae stepposae*+*Cleistogenes squarrosa*, и — *Aneurolepidium pseudoagropyrum*+*Koeleria gracilis*+*Stipa decipiens*+*Herbae stepposae*, к — *Festuca lenensis*+*Herbae petrosae*+*Poa botryoides*+*Leucopoa albida*+*Koeleria gracilis*+*Thymus serpyllum*; В — южная (сухая) степь (Угомэр): л — *Caragana microphylla*+*Stipa decipiens*+*Herbae stepposae*, м — *Stipa decipiens*, н — *Caragana microphylla*+*Stipa decipiens*+*Herbae stepposae*; Г — пустынная степь (Дзельгархангай): о — *Anabasis brevifolia*+*Stipa glareosa*+*S. gobica*, п — *Stipa glareosa*+*S. gobica*+*Cleistogenes mutica*, р — *Potania mongolica*+*Anabasis brevifolia*+*Salsola passerina*, с — *Allium polyrrhizum*+*Anabasis brevifolia*; Д — пустыня, Алашаньская Гоби (Бордзон-Гоби): т — *Salsola passerina*, у — *Anabasis brevifolia*, ф — *Tanacetum achillaeoides*+*Stipa gobica*+*S. glareosa*; Е — степи Забайкалья (Алхучанский Говин), А. А. Горшкова, 1964: х — *Stipa baicalensis*, ц — *Tanacetum sibiricum*, ч — *Aneurolepidium pseudoagropyrum*; Ж — степи Внутренней Монголии КНР (ст. Хайлар), А. Ф. Иванов, 1964: ш — *Tanacetum sibiricum*+*Stipa baicalensis*, щ — *Aneurolepidium pseudoagropyrum*+*Stipa baicalensis*, э — *Aneurolepidium pseudoagropyrum*+*Herbae stepposae*. 1 — вегетационный период, 2 — после-вегетационный период.

Однако исключительная сухость воздуха и почв весной сильно замедляют рост и развитие растений, обуславливая в этот период чрезвычайно низкий темп нарастания зеленой массы, запас которой в начале мая составлял менее 1% от максимального. К концу мая запас фитомассы в разных фитоценозах в 1958—1961 гг. достигал лишь 3—10 (редко 14—17.5)% от максимального. Только с июня, когда становится тепло и выпадают сравнительно обильные дожди, начинается энергичное нарастание зеленой фитомассы в горностепных (район Улан-Батора, Жаргалант, Дзунхара) и степных (северная подзона степной зоны, в 80—130 км юго-восточнее Улан-Батора, Маниту) фитоценозах (рис. 7, А, Б). В петрофитных фитоценозах северных степей (рис. 7, А, д, е; Б, к) и во всех фитоценозах южной (сухой) степной подзоны севернее Чойрена, Угомэр (рис. 7, В) темп накопления

зеленой фитомассы в июне довольно интенсивный, в июле он замедляется, однако прирост фитомассы продолжается. В пустынно-степных (южнее хр. Дэльгэр-Хангай) и пустынных (Алашаньская Гоби, Бордзон-Гоби) фитоценозах накопление фитомассы в течение лета характеризуется слабым темпом, особенно в Алашаньской Гоби. Для степей и пустынь МНР типична непрерывность вегетации в течение лета без характерного для таковых в Северной Африке, Причерноморье и Туране летнего затухания вегетации, что подчеркивалось и А. А. Юнатовым (1954).

Наибольший темп накопления фитомассы и более раннее образование ее максимума свойственны фитоценозам в горностепной зоне и в северной подзоне степной зоны. Максимальный запас приходится на конец июля—начало августа, в сухой степи — на начало сентября. Наименьший темп и более поздний срок образования фитомассы характерны для пустынных фитоценозов (осенью, в сентябре—октябре). Сроки образования максимального запаса фитомассы в степях и пустынях МНР наступают значительно позже, чем в Северной Африке, Причерноморье и Туране.

Различия в сезонном ходе накопления фитомассы в разных фитоценозах в пределах одного ключевого участка обусловлены особенностями видового состава, неодинаковым участием растений, имеющих разные периоды развития. Фитоценозы с преобладанием растений с весенним и раннелетним цветением имеют неравномерный темп нарастания; в июне — очень энергичный, а в июле — значительно меньший. Сообщества с участием в сложении фитоценозов видов растений с разными периодами цветения отличаются энергичным и почти одинаковым темпом прироста зеленой фитомассы в течение всего лета. Более раннее накопление максимума фитомассы в горностепных фитоценозах обусловлено преобладанием в них растений с весенним (виды *Pulsatilla*, *Carex*), раннелетним (*Poa botryoides* Trin., *Koeleria gracilis* Pers., *Festuca lenensis* Drob. и др.) и летним (*Aneurolepidium pseudoagropyrum* (Trin.) Nevski, *Agropyrum cristatum* (L.) Gaertn.) ритмом развития. В степных сообществах доминируют виды с летним (вышеназванные виды) и позднелетним ритмом развития (*Stipa decipiens* P. Smirn., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Artemisia frigida* Willd.). В степях МНР вегетация заканчивается примерно в середине сентября, в Алашаньской пустыне — в октябре—ноябре.]

Очень высокий темп накопления фитомассы в степях МНР за короткий период вегетации обусловлен большим количеством осадков, приходящихся на летний период (184 мм в горной степи, ст. Хара, и 161 мм в степи, Ундур-Хан) при средней многолетней годовой норме 265 и 237 мм соответственно. Количество осадков в годы наших работ (1958—1961 гг.) в горных и равнинных степях МНР составляло 101—107% от среднемноголетней нормы, а их распределение было благоприятным. В сухой степи и в пустынно-степной зоне осадков было меньше нормы на 6 и 35% и они составляли в 1960 г. 180 и 85 мм. Сильная засуха [в пустынной степи в 1960 г., выпадение в августе лишь 3 мм против 36 мм по норме обусловило преждевременное затухание вегетации.

Максимальный урожай зеленой фитомассы в средние по осадкам годы в горностепных и северных степных фитоценозах МНР, расположенных по равнинам, долинам и пологим склонам, достигали 1.2—1.7 (2.0—2.4) т/га, в петрофитных фитоценозах — 0.6—0.8 т/га. В сухой степи максимальный урожай достигал 0.5—0.8 т/га, в пустынной степи — 0.2—0.35 т/га, в пустыне (Алашаньская Гоби) — 0.1—0.2 т/га.

### Заключение

Сравнение максимальных урожаев зеленой фитомассы в разных частях А.-А. а. о. показывает, что степные фитоценозы МНР имеют сходный урожай с фитоценозами в Забайкалье (Горшкова, 1964) и Внутренней Монголии КНР (Иванов, 1964), а также в северном Туране. Они имеют более высокий максимальный урожай, чем плакорные фитоценозы Высоких плато Северной Африки. Северогобийские фитоценозы с солянками при

годовом количестве осадков 85 мм имеют примерно одинаковый максимальный урожай (0.34 т/га) с солянковыми фитоценозами Высоких плато (0.4 т/га) при 273 мм осадков в годы исследований.

Сравнение максимального урожая зеленой фитомассы в собственно пустынях А.-А. а. о. выявляет следующее. Максимальный урожай в Алашаньской Гоби при 68 мм осадков в год — 0.1—0.2 т/га, в Восточных Каракумах при 113 мм — 0.2 т/га (учтен только эфемероид *Carex physodes*, без саксаулов), в северной Сахаре, южнее Лагуата, при 167 мм — 0.07 т/га. В глубинных районах Сахары (Эль-Голеа) при 50 мм урожай зеленой массы в солянковых плакорных группировках достигал 0.006—0.01 т/га.

Значительно меньший урожай зеленой фитомассы в Сахаре по сравнению с Алашаньской Гоби при примерно одинаковых осадках можно объяснить более высокой температурой в Сахаре в течение всего года (в Эль-Голеа средняя годовая  $22^{\circ}$ , средняя июльская  $34^{\circ}$ ), чем в Алашаньской Гоби (средняя годовая  $8^{\circ}$ , средняя июльская  $27^{\circ}$ ), и приуроченностью в Гоби почти всех осадков к лету, на период вегетации. Годовое испарение на широтах Сахарского Атласа превышает количество осадков в 10 раз, в северном Прикаспии — лишь в 3 раза.

Приуроченность основного количества осадков в степях и пустынях МНР к лету (69—84%) при небольших годовых осадках (от 265 до 68 мм) и температурный режим обуславливают специфическое отличие в развитии растительности и накоплении фитомассы от степей и пустынь Турана и Северной Африки. Фитоценозы Центральной Азии (Монголии) отличаются: 1) поздними сроками начала вегетации растений и коротким вегетационным периодом, в этом случае, кроме особенностей выпадения осадков, играет роль и температурный фактор; 2) очень интенсивным темпом прироста фитомассы в горностепных и степных фитоценозах и значительно более поздним формированием максимального запаса; 3) отсутствием летнего периода затухания вегетации; 4) зимним периодом покоя растений (в этом имеется сходство с растительностью Турана); 5) отсутствием накопления запаса фитомассы за счет осеннего побегообразования ввиду незначительного размера побегов (1—7 мм); 6) хорошей сохранностью ветоши с осени до июня следующего года, обусловленной сухостью осени и малоснежной зимой; 7) сроками интенсивного разложения ветоши, приуроченного в МНР к июлю—августу (в Казахстане и Прикаспии — к весне—началу лета, в Северной Африке — к зиме и весне).

Итак, в разных частях Афро-Азиатской аридной области наблюдаются различные сроки образования зеленой фитомассы. Степи и пустыни Центральной Азии (Монголии), сильно отличаясь по динамике запаса фитомассы от туранских и североафриканских, близки по динамике к степям Забайкалья и Внутренней Монголии. Североафриканские и туранские степные и пустынные сообщества имеют между собой некоторые черты сходства: 1) наличие летней депрессии, 2) более длительный вегетационный период, 3) продуцирование за счет осеннего побегообразования значительной фитомассы (0.1—0.2 т/га). Однако североафриканские сообщества имеют и свои специфические черты: 1) вегетация начинается осенью и не прекращается зимой, в то время как в южном Туране начавшаяся осенью вегетация прерывается зимой морозами; 2) непрерывный вегетационный период для вечнозеленых растений; 3) замедленный прирост фитомассы в зимние месяцы и интенсивный в середине весны с очень сильно выраженным летним затуханием вегетации.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Горшкова А. А. (1964). Растительный покров. В кн.: Алжучанский Говин. — Иванов А. Ф. (1964). Отавность монгольских пастбищ. Тр. Волгоградск. с.-х. инст., XVI. — Каменецкая И. В., И. В. Ларин, Т. К. Гордеева. (1955). Структура и динамика естественной растительности в районе Джаныбекского стационара. Тр. Инст. леса АН СССР, XX. — Лавренко Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. — М и р о ш

ниченко Ю. М. (1974а). Влияние растительности на влажность почво-грунтов Восточных Каракумов. Проблемы освоения пустынь, 2. — Мирониченко Ю. М. (1974б). Биологическая продуктивность ассы. *Haloxylon ammodendron* — *Carex physodes* в Восточных Каракумах. Растительные ресурсы, X, 3. — Родин Л. Е., Ю. М. Мирониченко. (1968). Исследования биологической продуктивности пустынных фитоценозов в Юго-Восточных Каракумах. Проблемы освоения пустынь, 2. — Турсунбаев К. (1970). Динамика продуктивности основных растительных сообществ Каракалпакской части Устюрта. Автореф. дисс. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комиссии АН СССР, 56. — Rodin L. (1970). Climat. Étude géobotaniques des pâturages du secteur ouest du département de Médéa de la République Algérienne Démocratique et Populaire. — Vinogradov B., L. Rodin. (1970). Sols. Étude géobotaniques des pâturages du secteur ouest du département de Médéa de la République Algérienne Démocratique et Populaire.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Получено 3 III 1975.

УДК 582.26 : 577.475 : (252.6) : 551.481.1 (471.531)

А. С. Стенина, М. В. Гецен

## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ В ПЛАНКТОНЕ ТУНДРОВЫХ ХАРБЕЙСКИХ ОЗЕР (КОМИ АССР)

A. S. STENINA, M. V. GETZEN. THE DIATOM ALGAE IN THE PLANKTON  
OF TUNDRA LAKES OF KHARBEISK (KOMI A.S.S.R.)

Харбейские озера — одна из наиболее крупных промысловых систем восточной части Большеземельской тундры, — комплексно обследована в июле—августе 1968—1969 гг. В составе планктона основное значение из водорослей принадлежит диатомовым. По числу видов в четырех обследованных озерах они составили 60% фитопланктона. Выявлено 164 вида (включают 238 разновидностей и форм), в том числе 27 редких и 13 видов, для которых нет сведений о их распространении в пределах Советского Союза. В условиях слабоминерализованных и слабощелочных вод тундровых озер наиболее разнообразны бореальные и северо-альпийские виды-индифференты. Различия в составе диатомовых различных биотопов озер незначительны. По биомассе в летнем планктоне превалирует комплекс планктеров при значительном преимуществе *Melosira islandica*. При сравнении Харбейских озер по составу диатомовых фитопланктона с северными водоемами оказалось, что сходство их наиболее велико с Онежским озером.

Харбейская озерная система расположена в восточной части Большеземельской тундры на границе Коми АССР и Архангельской области, она включает озера: Большой Харбей — самое крупное в Большеземельской тундре (21.3 км²), Головка (3.1 км²), Малый Харбей и обилие придаточных. Особенности гидрографии, гидрологического режима и гидрохимии обследованных водоемов обобщены в работах ряда авторов (Власова, Голдина, 1967; Зверева и др., 1970; Голдина, 1972).

Изучение состава фитопланктона Харбейских озер начато нами в 1968—1969 гг. в общем комплексе лимнологических работ, основной целью которых было определение численности, биомассы и продукции гидробионтов разных трофических уровней. Благоприятный температурный режим, насыщенность воды кислородом, достаточное содержание кремния и соединений железа, а также проточность системы обуславливают ведущее значение диатомовых водорослей совместно с пиррофитовыми и золотистыми в составе фитопланктона Харбейских озер. В количественных сборах фитопланктона диатомеи имели наиболее высокую среднюю биомассу (в оз. Б. Харбей за июль—август обоих лет суммарная средневзвешенная биомасса составила 0.3 г/м³ и 1.5 г/м²), лишь иногда уступая синезеленым во время массового их развития. Максимум диатомовых (численность —

1.6 млн кл/л, биомасса — 0.77 мг/л) отмечен 14 августа 1969 г. в оз. Головка.

Первый список обнаруженных в планктоне водорослей, включавший 99 видов диатомовых водорослей, составлен М. В. Гецен в процессе изучения фильтрационных количественных проб фитопланктона. По собранным ею в оба года качественным сетяным пробам более детальная обработка диатомовых водорослей проведена А. С. Стениной общепринятым методом, в 25 пробах было обнаружено 138 видов. Сводный список диатомовых водорослей содержит 164 вида. К настоящему времени это составляет 60% видового состава всего фитопланктона Харбейских озер.

Общий для всех водоемов состав диатомовых (53 вида) в качественных и количественных пробах определяют в первую очередь истинно-планктонные диатомеи, хотя от общего числа видов они составили всего около 12%, а между тем именно им принадлежит основное значение. Комплекс руководящих видов в планктоне всех озер системы включает *Melosira islandica* с преобладанием основного подвида, *M. italica* subsp. *subarctica*, *Tabellaria fenestrata*, *Asterionella formosa*, *A. gracillima*, *Diatoma elongatum* (последняя только в оз. Головка). Им сопутствуют немногочисленные *Synedra acus*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella comta*.

Систематическое разнообразие диатомовых в планктоне определяют представленные почти поровну эпифитные и донные виды из родов *Navicula*, *Achnanthes*, *Pinnularia*, *Nitzschia*, *Eunotia*, *Cymbella*, *Synedra* (в каждом из них соответственно 22, 16, 15, 15, 11, 11 и 11 видов). До положения содоминантов планктонных видов достаточно массово развиваются лишь *Tabellaria flocculosa*, *Fragilaria pinnata* и *F. construens*; остальные диатомеи имеют минимальное обилие, из них постоянно встречаются *Stauroneis anceps*, *Navicula cryptocephala*, *N. minuscula*, *N. muralis*, *N. pupula*, *N. radiosa*, *Pinnularia mesolepta*, *Caloneis silicula*, *Cymbella ventricosa*, *Gomphonema constrictum*, *Nitzschia sublinearis* и некоторые другие.

В планктоне зарослевой литорали оз. Б. Харбей (глубины до 1 м) диатомовые не достигали в годы исследований массового развития: в 1968 г. преобладали *Asterionella formosa*, *A. gracillima* и *Melosira italica* subsp. *subarctica*, в 1969 г. — *M. islandica* subsp. *islandica*, subsp. *helvetica* и *Tabellaria fenestrata*. Характерной чертой состава диатомовых в планктоне мелководного побережья является присутствие форм, обитающих на макрофитах. Совместно с планктерами доминируют эпифиты *Fragilaria pinnata* var. *pinnata*, var. *lancettula* и *Tabellaria flocculosa*. Нередки по обилию также *F. construens* var. *construens*, var. *subsalina*, var. *venter*, *Cymbella ventricosa* и донные *Navicula anglica* var. *minuta*, *N. minuscula*.

Песчаная открытая литораль Б. Харбея в гидрохимическом отношении (минерализация — 31 мг/л, содержание кремния и общего железа — 0.6 и 0.08 мг/л, pH=6.7) не отличается от других обследованных станций озера. Несмотря на это, фитопланктон этого биотопа исключительно беден. Обычные для озера диатомовые здесь единичны, с обилием «нередко» встречена *Synedra famelica* и лишь в июле 1969 г. в одной качественной пробе было отмечено массовое развитие *S. cycloptum* var. *robustum*.

В оз. Б. Харбей наибольшего обилия диатомовые достигают в глубоководной пелагиали (максимальная глубина 18.5 м) при значительном преобладании *Melosira islandica* subsp. *islandica*. Субдоминантом его является *Tabellaria fenestrata*. Остальные виды немногочисленны. Это создает впечатление большого однообразия состава пелагиального фитопланктона. В систематическом отношении диатомовые разнообразны здесь за счет бентосных видов. Несмотря на значительную глубину и удаленность от берегов, в планктоне этого биотопа единично, но постоянно присутствуют *Eunotia tenella*, *Navicula cryptocephala*, *N. pseudoscutiformis*, *N. pupula*, *Nitzschia communis* var. *abbreviata*, *Pinnularia borealis*.

Придаточное озерко Окуновое, близкое по экологическим условиям (мелководность, зарастание макрофитами, сходный газовый режим и содержание соединений биогенных элементов) к зарослевой литорали

Б. Харбея, характеризуется сходным составом комплекса планктонных, эпифитных и бентосных видов.

В оз. Головка (при глубине 2 м) состав диатомовых отличается наибольшим развитием всех характерных для системы доминантных планктонных видов, каждый из которых в качественных пробах встречен в массе. При большой зарастаемости озера в планктоне нередки эпифиты *Tabellaria flocculosa* и *Fragilaria construens*. Постоянно присутствующие бентические виды по составу сходны с таковыми главного озера.

По общеизвестным литературным данным (Определитель пресноводных водорослей СССР, 1951; Прошкина-Лавренко, 1953; Бейлин и др., 1974), экологический анализ диатомовых водорослей Харбейских озер свидетельствует о том, что в условиях низкоминерализованных и слабощелочных вод среди видов с известными в литературе данными в планктоне преобладают индифференты: по отношению к содержанию солей — 142 вида, разновидности и формы, к рН — 99 видов, разновидностей и форм. В географическом аспекте состав фитопланктона определяют в первую очередь бореальные и североальпийские диатомеи (100 видов, разновидностей и форм) с наибольшим значением лишь одной водоросли — *Melosira islandica*.

В качественных пробах обнаружено 27 видов, разновидностей и форм диатомей, редких для СССР, большинство из которых единичны. Чаще других встречены *Synedra famelica*, *Navicula muralis*, *Cyclotella comta* var. *oligastis*, *Stauroneis anceps* var. *amphicephala*. По данным Сводного указателя (Голлербах, Красавина, 1974) и многочисленным источникам последних лет, сведения о распространении наиболее редких 13 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей в пределах Советского Союза отсутствуют. Определение их проведено по определителям зарубежных авторов.

Состав диатомовых водорослей в планктоне Харбейских озер обнаруживает большое сходство прежде всего с таковым других систем данного региона (Гецен, 1966, 1970), а также северных водоемов различных озерных областей (Ширшов, 1935; Чернов, 1951; Грезе, 1957; Петрова, 1968, 1971). Это особенно отчетливо выявляется при сравнении фитопланктона обследованных тундровых водоемов с Онежским озером. Их сближает сходство систематического состава, идентичность руководящего комплекса диатомей, а также насыщенность планктона в условиях постоянного ветрового перемешивания бентосными и эпифитными видами.

#### Состав диатомовых водорослей в планктоне Харбейских озер

1. *Achnanthes affinis* Grun. (1). — 2. *A. borealis* A. Cl. (1). — 3. *A. calcar* Cl. (1). — 4. *A. delicatula* (Kütz.) Grun.? (1). — 5. *A. elliptica* A. Cl. (1). — 6. *A. fragilarioides* Boye P. (1). — 7. \**A. gracillima* Hust. (1). — 8. *A. lanceolata* A. Cl. var. *lanceolata* f. *lanceolata* (1), f. *capitata* O. Müll. (1), var. *elliptica* Cl. (1), var. *rostrata* (Østr.) Hust. (1). — 9. *A. laterostrata* Hust. (1). — 10. *A. linearis* (W. Sm.) Grun. (1). — 11. *A. minutissima* Kütz. var. *minutissima* (1), var. *cryptocephala* Grun. (1). — 12. \**A. nodosa* A. Cl.? (1). — 13. \**A. oestrupii* (A. Cl.) Hust. (1). — 14. \*\**A. rhynchocephala* Cl. (1). — 15. *A. stauroneiformis* Skabitsch.? (1). — 16. \**A. suchlandtii* Hust. (1). — 17. *Amphipleura pellucida* Kütz. (1). — 18. *Amphora ovalis* Kütz. var. *ovalis* (1), var. *libyca* Ehr. (1), var. *pediculus* Kütz. (1). — 19. *Asterionella formosa* Hass. (6). — 20. *A. gracillima* (Hantzsch) Heib. (6). — 21. *Caloneis bacillum* (Grun.) Mer. (1). — 22. \**C. ladogensis* Cl. (1). — 23. *C. silicula* (Ehr.) Cl. var. *silicula* (1), var. *gibberula* (Kütz.) Grun. (1), var. *inflata* Grun. (1), \* var. *kjellmaniana* Cl. (1), var. *ventricosa* (Ehr.) Donk. (1). — 24. *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. (1). — 25. *Cocconeis pediculus* Ehr. (1). — 26. *C. placentula* Ehr. var. *placentula* (1), var. *euglypta* (Ehr.) Cl. (1). — 27. \**Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. var. *oligastis* (Ehr.) Grun. (2). — 28. *C. meneghiniana* Kütz. (1). — 29. *C. stelligera* Cl. et Grun. (1). — 30. *Cym-*

*bella amphicephala* Näg. var. *unipunctata* Brun? (1). — 31. *C. aspera* (Ehr.) Cl. (1). — 32. *C. capricornis* Skv. var.? (1). — 33. *C. cistula* (Hemp.) Grun. (2). — 34. *C. cymbiformis* (Ag.? Kütz.) V. H. (1). — 35. *C. cuspidata* Kütz. var.? (1). — 36. *C. lanceolata* (Ehr.) V. H. var. *notata* Wisl. et Poretzky (1). — 37. *C. naviculiformis* Auersw. (1). — 38. *C. parva* (W. Sm.) Cl. (1). — 39. *C. tumidula* Grun. (1). — 40. *C. ventricosa* Kütz. var. *ventricosa* (3), \*\*var. *semicircularis* (Lagst.) Cl. (1). — 41. *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. f. *elongatum* (1), f. *actinastroides* (Krieg.) Pr.-Lavr. (6). — 42. *D. vulgare* Bory (1). — 43. *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt (1). — 44. *Diploneis finnica* (Ehr.) Cl. (1). — 45. *D. parma* Cl. (1). — 46. *Epithemia sorex* Kütz. (1). — 47. *E. turgida* (Ehr.) Kütz. var. *turgida* (1), var. *granulata* (Ehr.) Grun. (1). — 48. *E. zebra* (Ehr.) Kütz. var. *zebra* (1), var. *porcellus* (Kütz.) Grun. (1), var. *saxonica* (Kütz.) Grun. (1). — 49. *Eucocconeis onegen-sis* Wisl. et Kolbe (1). — 50. *Eunotia arcus* Ehr. (1). — 51. *E. flexuosa* (Bréb.) Kütz. (1). — 52. *E. gracilis* (Ehr.) Rabenh. (1). — 53. *E. lunaris* (Ehr.) Grun. var. *subarcuata* (Näg.) Grun. (1). — 54. *E. pectinalis* (Dillw.? Kütz.) Rabenh. var. *pectinalis* (1), var. *minor* (Kütz.) Rabenh. (1), var. *undula-ta* Ralfs (1), var. *ventralis* (Ehr.) Hust. (1). — 55. \**E. praerupta* Ehr. var. *musciola* Boye P. (1). — 56. \*\**E. sudetica* O. Müll. var. *revoluta* Cl. (1). — 57. *E. septentrionalis* Østr. (1). — 58. *E. tenella* (Grun.) Hust. (1). — 59. *E. triodon* Ehr. (1). — 60. *E. valida* Hust. (1). — 61. *Fragilaria brevi-striata* Grun. var. *brevistriata* (1), \*var. *inflata* (Pant.) Hust. (1). — 62. *F. capucina* Desm. (1). — 63. *F. construens* (Ehr.) Grun. var. *construens* (3), var. *binodis* (Ehr.) Grun. (1), var. *subsalina* Hust. (5), var. *venter* (Ehr.) Grun. (3). — 64. *F. pinnata* Ehr. var. *pinnata* (5), var. *lancettula* (Schum.) Hust. (1), var. *trigona* (Brun et Herib.) Hust. (1). — 65. *F. vaucheria* (Kütz.) Boye P. var. *vaucheria* (2), \*var. *capitellata* (Grun.) Patrick (1). — 66. *F. virescens* Ralfs var. *virescens* (1), \*var. *mesolepta* Schönf. (1), var. *oblongelæ* Grun. (1). — 67. *Gomphonema acuminatum* Ehr. var. *acuminatum* (1), var. *brebis-sonii* (Kütz.) Cl. (1), var. *coronatum* (Ehr.) W. Sm. (1), \*\*var. *intermedium* Grun. (1). — 68. *G. angustatum* (Kütz.) Rabenh. (1). — 69. *G. constrictum* Ehr. var. *constrictum* (3), var. *capitatum* (Ehr.) Cl. (1). — 70. *G. gracile* Ehr. var. *gracile* (1), var. *naviculaceum* W. Sm. (1). — 71. *G. parvulum* (Kütz.) Grun. var. *parvulum* (1), var. *exilissimum* Grun. (1). — 72. *Gyro-sigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. (1). — 73. *G. kuetzingii* (Grun.) Cl. (1). — 74. *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun. (1). — 75. *Melosira distans* (Ehr.) Kütz. var. *alpigena* Grun. (2). — 76. *M. islandica* O. Müll. subsp. *islandica* f. *islandica* (6), f. *curvata* O. Müll. (4); subsp. *helvetica* O. Müll. (4). — 77. *M. italica* (Ehr.) Kütz. subsp. *italica* var. *italica* f. *italica* (1), f. *curvata* (Pant.) Hust. (1), var. *tenuissima* (Grun.) O. Müll. (1), var. *valida* (Grun.) Hust. (1); subsp. *subarctica* O. Müll. f. *subarctica* (6), f. *curvata* Hust. (3). — 78. *M. undulata* (Ehr.) Kütz. (1). — 79. *Navicula anglica* Ralfs var. *minuta* Cl. (1), var. *subcruciata* Grun. (1). — 80. *N. aboënsis* (Cl.) Hust.? (1). — 81. *N. atomus* (Näg.) Grun. (1). — 82. *N. bacilliformis* Grun. (1). — 83. *N. bacillum* Ehr. (1). — 84. *N. cryptocephala* Kütz. (1). — 85. \*\**N. cons-tans* Hust. (1). — 86. *N. exigua* (Greg.) O. Müll. (1). — 87. \*\**N. fennica* Hust. (1). — 88. \**N. jarnefeltii* Hust. (1). — 89. *N. lanceolata* (Ag.) Kütz. (1). — 90. *N. menisculus* Schum. (1). — 91. *N. minuscula* Grun. (3). — 92. \**N. muralis* Grun. (3). — 93. *N. placentula* (Ehr.) Grun. var.? (1). — 94. \*\**N. porifera* Hust. (1). — 95. *N. pseudoscutiformis* Hust. (1). — 96. *N. pupula* Kütz. var. *pupula* (1), var. *elliptica* Hust. (1), var. *rectangu-laris* (Greg.) Grun. (1). — 97. *N. radiosa* Kütz. var. *radiosa* (3), var. *tenella* (Bréb.) Grun. (1). — 98. *N. seminulum* Hust.? (1). — 99. *N. schoenfeldii* Hust.? (1). — 100. *N. scutelloides* W. Sm. var. *scutelloides* (1), \*var. *baica-lensis* Skv. (1). — 101. \**N. tantula* Hust. (1). — 102. *Neidium affine* (Ehr.) Cl. f. *undulatum* Grun. (1). — 103. *N. bisulcatum* (Lagerst.) Cl. var. *bi-sulcatum* f. *bisulcatum* (1), f. *undulatum* O. Müll. (1), var. *lineare* Cl. (1). — 104. *N. dubium* (Ehr.) Cl. (1). — 105. \**N. hitchcockii* Ehr. (1). — 106. *N. iri-dis* (Ehr.) Cl. (1). — 107. *N. productum* (W. Sm.) Cl. var. *minor* A. Cl. (1). — 108. *Nitzschia acicularis* W. Sm. (1). — 109. \*\**N. angustata* (W. Sm.) Grun.

var. *antiqua* (Schum.) A. Cl. (1). — 110. *N. communis* Rabenh. var. *abbreviata* Grun. (1), var. *minuta* Bleisch (1). — 111. *N. dissipata* (Kütz.) Grun. (1). — 112. *N. fonticola* Grun. (1). — 113. *N. frustulum* (Kütz.) Grun. var. *frustulum* (1), var. *perminuta* Grun. (1), var. *subsalina* Hust. (1). — 114. *N. gracilis* Hantzsch (1). — 115. *N. heufleriana* Grun. (1). — 116. *N. palea* (Kütz.) W. Sm. (1). — 117. *N. recta* Hantzsch (1). — 118. \*\**N. sphaerophora* A. Cl. (1). — 119. *N. stagnorum* Rabenh. (1). — 120. *N. sublinearis* Hust. (2). — 121. *N. thermalis* Kütz. var. *minor* Hilse (1). — 122. *N. vermicularis* (Kütz.) Grun. (1). — 123. *Opephora martyi* Herib. (1). — 124. *Pinularia acrosphaeria* (Bréb.) W. Sm. (1). — 125. \*\**P. biceps* W. Sm. (1). — 126. *P. bogotensis* Grun. var.? (1). — 127. *P. borealis* Ehr. (1). — 128. *P. braunii* (Grun.) Cl. var. *amphicephala* (A. Mayer) Hust. (1). — 129. *P. gibba* Ehr. var. *gibba* (1), var. *linearis* Hust. (1). — 130. *P. hemiptera* (Kütz.) Cl. var. *hemiptera* (1), \* var. *interrupta* Cl. (1). — 131. *P. interrupta* W. Sm. var.? (1), f. *minor* Boye P. (1). — 132. *P. mesolepta* (Ehr.) W. Sm. var. *mesolepta* f. *mesolepta* (1), \*f. *angustata* Cl. (1), \*\*var. *turbulenta* Cl. (1). — 133. *P. microstauron* (Ehr.) Cl. var. *microstauron* f. *microstauron* (1), f. *biundulata* O. Müll. (1), var. *brebissonii* (Kütz.) Hust. f. *diminuta* Grun. (1). — 134. *P. molaris* Grun. (1). — 135. *P. streptoraphe* Cl. (1). — 136. *P. subso-laris* (Grun.) Cl. (1). — 137. *P. viridis* (Nitzsch) Ehr. var. *viridis* (1), \*var. *commutata* (Grun.) Cl. (1). — 138. *Rhizosolenia* sp. (1). — 139. *Rhoicosphenia curvata* (Kütz.) Grun. (1). — 140. *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. (1). — 141. *Stauroneis anceps* Ehr. var. *anceps* f. *anceps* (1), f. *gracilis* (Ehr.) Cl. (1), \*var. *amphicephala* Kütz. (2), var. *hyalina* Brun et Perag. (1). — 142. *S. parvula* Grun. var. *producta* Grun. (1). — 143. *S. phoenicenteron* Ehr. var. *phoenicenteron* f. *phoenicenteron* (1), \*f. *brevis* (Dipp.) Hust. (1), \*\* var. *intermedia* (Dipp.) A. Cl. (1). — 144. *S. smithii* Grun. (1). — 145. *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. var. *minutulus* (Kütz.) Grun. (2). — 146. *S. dubius* (Fricke) Hust.? (1). — 147. *S. hantzschii* Grun. (1). — 148. *Surirella gracilis* (W. Sm.) Grun. (1). — 149. *S. linearis* W. Sm. var. *constricta* (Ehr.) Grun. (1). — 150. *S. robusta* Ehr. (1). — 151. *Synedra acus* Kütz. var. *acus* (2), var. *angustissima* Grun. (1), var. *radians* (Kütz.) Hust. (3). — 152. *S. actinastroides* Lemm. (1). — 153. *S. amphicephala* Kütz. (1). — 154. \**S. cyclopum* Brutschy var. *cyclopum* (1), \*\*var. *robustum* Shulz. (5). — 155. \**S. famelica* Kütz. (3). — 156. \**S. minuscula* Grun. (1). — 157. *S. parasitica* (W. Sm.) Hust. (1). — 158. \**S. rumpens* Kütz. (1). — 159. *S. tabulata* (Ag.) Kütz. var. *tabulata* (1), \*var. *acuminata* Grun. (1), var. *parva* (Kütz.) Grun. (1). — 160. \**S. tenera* W. Sm. (1). — 161. *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. var. *ulna* (1), var. *aequalis* (Kütz.) Hust. (1), var. *danica* (Kütz.) Grun. (1). — 162. *Tabel-laria fenestrata* (Lyngb.) Kütz. var. *fenestrata* (6), \*var. *geniculata* Cl. (1), var. *intermedia* Grun. (1). — 163. *T. flocculosa* (Roth.) Kütz. (4). — 164. *Tetracyclus emarginatus* (Ehr.) W. Sm. (1).

П р и м е ч а н и е. \* — редкие для СССР виды, \*\* — виды, приводимые для СССР впервые. Цифры в скобках обозначают максимальное обилие по шестибальной шкале: 1 балл — менее 10 клеток данного вида в препарате; 2 балла — 10—15 клеток в препарате; 3 балла — 1—10 клеток в ряду препарата при увеличении  $7 \times 1.5 \times 90$ ; 4 балла — 10—25 клеток в ряду; 5 баллов — 25—50 клеток в ряду; 6 баллов — более 50 клеток в ряду.

#### ЛИТЕРАТУРА

Бейлин Н. Н., Н. Н. Давыдова, Н. А. Петрова, М. А. Рычкова. (1971). Водоросли Онежского озера. В кн.: Растительный мир Онежского озера. — Власова Т. А., Л. П. Голдина. (1967). Материалы по гидрохимии некоторых озер восточной части Большеземельской тундры. Тр. Коми филиала АН СССР, 15. — Гецен М. В. (1966). Материалы по альгофлоре системы тундровых озер. В кн.: Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера. — Гецен М. В. (1970). О гетерогенности альгофлоры тундровых озер. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. — Голдина Л. П. (1972). География озер Большеземельской тундры. — Голлербах М. М., Л. К. Красавина. (1974). Водоросли. Сводный указатель. — Грезе В. Н. (1957). Основные черты гидробиологии озера Таймыр. Тр. Всес. гидробиол. общ.,



8. — Зверева О. С., Т. А. Власова, Л. П. Голдина, В. К. Изъюрова. (1970). Итоги лимнологических исследований в Большеземельской тундре. В кн.: Биологические основы использования природы Севера. — О п р е д е л и т е л ь пресноводных водорослей СССР. (1951). 4. Диатомовые водоросли. — Петрова Н. А. (1968). Фитопланктон Ладожского озера. В кн.: Растительные ресурсы Ладожского озера. — Петрова Н. А. (1971). Фитопланктон Онежского озера. В кн.: Растительный мир Онежского озера. — Прошкина-Лавренко А. И. (1953). Диатомовые водоросли — показатели солёности воды. В кн.: Диатомовый сборник. — Чернов В. К. (1951). Водорослевые фитоценозы некоторых озёр Карелии. Уч. зап. ЛГУ, 142. — Ширшов П. П. (1935). Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. Тр. Аркт. инст., 14. — Cleve-Euler A. (1952, 1953, 1955). Die Diatomeen von Schweden und Finnland, 3, 4, 5. — Heurck H., van. (1880—1881). Synopsis des Diatomees de Belgique. — Hustedt F. (1961, 1966). Die Kieselalgen in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, VII. — Patrick R., C. W. Reimer. (1966). The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii, 1. — Schmidt A. (1874—1937). Atlas der Diatomaceenkunde.

Коми филиал Академии наук СССР,  
г. Сыктывкар.

Получено 3 IV 1974.

УДК 582.715 (477)

Т. Я. Омельчук-Мякушко, В. И. Чопик

## РОД *JOVIBARBA* OPIZ (*CRASSULACEAE*) ВО ФЛОРЕ УКРАИНЫ

Т. Я. ОМЕЛЬЧУК-МЯКУШКО, В. И. ЧОПІК.  
GENUS *JOVIBARBA* OPIZ (*CRASSULACEAE*) IN THE FLORA OF UKRAINE

Во время экспедиции в Карпаты в 1969 г. в Чивчинских горах (Черновицкая обл., хр. Черный Дил, гора Великий Камень, у истоков р. Белый Черемош), на известняковых склонах у верхней границы леса, на высоте 1450 м над ур. м. нами было собрано редкое для флоры Украины растение из рода *Sempervivum* L. s. ampl. Найденные экземпляры оказались *Sempervivum preissianum* Domin.

К. Домин (Domin, 1932) описал этот вид в рамках рода *Sempervivum* L. s. ampl., отнеся его к подроду *Jovibarba* Koch (Koch, 1837), объединяющему виды с 6-членным колокольчато-собранным околоцветником (в отличие от подрода *Eusempervivum* с (8) 12—16-членным звездчато распростертым околоцветником.<sup>1</sup>

Существенные морфологические отличия позволили Опицу еще в 1852 г. (Opiz, 1852) секцию *Jovibarba* выделить в самостоятельный род. Несмотря на это, до последнего времени многие авторы в своих систематических и флористических обработках продолжали следовать коховскому принципу построения рода *Sempervivum* (Ledebour, 1843; Boissier, 1872; Berger, 1930; Graefer, 1932; Борисова, 1939; Бордзиловский, 1953; Răvărut, 1956; Janchen, 1957, и др.).

Только в 60-х годах А. и Д. Леве (A. et D. Löve, 1961) и авторы обработки рода во «Флоре Европы» (Favarger, Zésiger, 1964) вслед за Опицом принимают *Sempervivum* L. и *Jovibarba* Opiz в ранге самостоятельных родов. В отечественной литературе А. Г. Борисова в 1970 г. в «Конспекте семейства *Crassulaceae* DC. флоры СССР» впервые принимает для секции *Jovibarba* ранг отдельного рода.

Считаем уместным напомнить здесь морфологические отличия этих двух близких, но вполне самостоятельных родов.

Ввиду полного отсутствия морфологического описания молодила Прейса в отечественной литературе считаем целесообразным дать здесь его диагноз.

<sup>1</sup> Кох рассматривал эти две группы видов в ранге отдельных секций.

<i>Sempervivum</i> L. s. str.	<i>Jovibarba</i> Opiz
<p>Цветки (8)—12—16 (18)-членные</p> <p>Околоцветник звездчато развернутый Лепестки цельные, по краям и нижней поверхности опушенные Листовки в стороны расходящиеся</p>	<p>Цветки 6 (5 или 7)-членные</p> <p>Околоцветник колокольчато собранный Лепестки по краям, особенно в верхней части, бахромчатые и железисто опушенные Листовки б.-м. вверх направленные</p>

*Jovibarba preissiana* (Domin) Omelczuk et Czopik comb. nov.<sup>2</sup> — *Sempervivum preissianum* Domin, 1932, Bull. Intern. Acad. Sci. Prag. 33 : 126; id. 1932, Tr. Česke Akad. 42, 29 : 19; Малиновский, 1962, Укр. бот. ж., 19, 3 : 75. — *S. hirtum* Jusl. subsp. *preissianum* (Domin) Dostál, 1948, Květena, ČSR : 537; Барбарич, 1965, Визн. росл. Укр. вид. 2 : 334, cum auct. comb. S. Pawl. — *S. hirtum* Jusl. f. *glabrescens* Sabr., 1882, Österr. Bot. Zeitschr., 32 : 378. — *S. hirtum* subsp. *glabrescens* (Sabl.) Jáv. 1924, Magyar Fl., 2 : 458; Soó et Jáv. 1951, Magyar Növ. Kéz., 1 : 305; Soó, 1966, Magyar Fl. és Veg. Kéz., II : 264. — *S. soboliferum* Sims. subsp. *preissianum* (Domin) S. Pawl. 1955, Fl. Polska, 7 : 294; B. Pawłowsky 1956, Fl. Tatr, 1 : 380. — Ёвибарба Прейса.

2. Розетки в летнее время звездчато развернутые, (3) 4—5 см в диам., розеточные листья интенсивно синевато-зеленые, отклоненные, более или менее прямые (не сводчато-согнутые), 1.5—2.5 см дл., яйцевидно-ланцетные до ланцетно-продолговатых, в нижней трети самые широкие, к верхушке более или менее постепенно заостренные, по краям реснитчатые, на поверхности голые, пятнистые. Стебли мощные, 20—30 см выс., мягко и оттопыренно рыхловолосистые, более или менее густо облиственные; стеблевые листья яйцевидно-ланцетные, более или менее постепенно заостренные, до 8—10 мм шир., по краям реснитчатые, на поверхности голые, блестящие. Соцветие густое, крупное, многоцветковое; цветки 6-членные, почти колокольчато-трубчатые, на очень коротких, толстых, железисто-реснитчатых цветоножках; чашелистики толстоватые, ланцетные, острые, 8—9 мм дл., по краям длиннореснитчатые, на поверхности голые; лепестки удлинненно-эллиптические, 17—18 мм дл., бледно- или бело-желтые, на верхушке коротко бахромчатые и длинно щетинистые, килеватые, по килю бахромчатые, в остальной части слабо опушенные; тычинки со слабоволосистыми нитями, достигающими  $\frac{3}{5}$  длины лепестков; листовки звездчато расходящиеся, ланцетные, на верхушке вытянуты в длинный носик, равный половине плода. Цв. VII—VIII.

Описан с Пенинских гор («In Carpatibus Centralibus in montibus Pieniny dictis in rupibus calcareis divulgata praesertim in Festuceto duriusculae vel Seslerieto calcariae. K. Domin, 1920, 1932»).

Тип находится в Праге (PRČ)!!

Нам представилась возможность видеть также аутентичный гербарный экземпляр, собранный в районе Низких Татр (Nizké Tatry: Siná, skály várencove pri 1400—1500 m, 27 VII 1930, P. Silinger).<sup>3</sup> Наши растения идентичны этому образцу.

Основной ареал этого вида — Западные Карпаты, где, судя по литературным данным и по тому фрагментарному гербарному материалу из Западной Европы, который был в нашем распоряжении, это растение нередко встречается в субальпийском поясе горных массивов: Малая Фатра, Оравско-Липтовске Холе, Высокие Татры, Пенины, Низкие Татры.

<sup>2</sup> В цитированной выше работе А. Г. Борисова (1970) впервые приводит комбинацию *Jovibarba preissiana* Domin, оставляя Домина автором этой комбинации.

<sup>3</sup> Этот образец вместе с некоторыми другими экземплярами этого вида был любезно прислан нам для ознакомления из гербария Пражского университета (PRČ).

Видовая самостоятельность описанного К. Домином таксона некоторыми последующими авторами оспаривалась. Так, Досталь (Dostál, 1948) низводит вид Домина в ранг подвида — *S. hirtum* Jusl. subsp. *preissianum* (Dom.) Dostál. Исследователи флоры Венгрии Яворка и Шоо (Jávorka, 1924—1925; Soó, Jávorka, 1951; Soó, 1966), также отрицая самостоятельность описанного Домином вида, принимают для этих растений иную комбинацию — *S. hirtum* Jusl. subsp. *glabrescens* (Sabr.) Jav., используя в качестве эпитета для своего подвида название формы, выделенной Сабранским (Sabranski, 1882). Эту же комбинацию приняли и авторы соответствующей обработки во «Флоре Европы» (Favarger, Zésiger, 1964), без изменений перенеся эту комбинацию из рода *Sempervivum* L. в род *Jovibarba* Opiz.

Еще более необоснованно, с нашей точки зрения, С. Павловская (Pawłowska, 1955) этот вид относит в подвиды *S. soboliferum* Sims. На основании проведенных исследований мы считаем, что описанный Домином таксон, как имеющий и морфологическую и географическую обособленность, следует рассматривать в ранге вида. От равнинного *J. sobolifera* (Sims) Opiz этот вид морфологически четко отличается развернутой в летнее время розеткой листьев, формой розеточных и стеблевых листьев и др. (рис. 1). Вид *J. preissiana* (Domin) Omelcz. et Czopik морфологически (и филогенетически) близок к *J. hirta* (L.) Opiz, отличаясь от последнего в основном более крупными размерами, характером опушения (у *J. hirta* стеблевые листья и чашелистики более или менее густо железисто опушенные) и окраской лепестков (у *J. hirta* цветки интенсивно желтые). Описанный с Альп *J. hirta* (L.) Opiz произрастает также на Балканах. Что касается Карпат, то произрастание здесь типичного *J. hirta* очень сомнительно. Подобные сомнения высказывает и автор соответствующей обработки во флоре Румынии (Răvărut, 1956).

Судя по литературным данным и по тому гербарному материалу, который нам удалось просмотреть, в Карпатах (в частности, в Западных Карпатах) произрастает несколько близких географических рас, объединяемых многими авторами под сборным названием *Sempervivum hirtum* Jusl. (Dostál, 1950; Барбарич, 1965, и др.). В числе этих рас исследуемый нами вид является наиболее обособленным и вполне самостоятельным.

Таким образом, из рода *Jovibarba* Opiz на территории Украины произрастают 2 вида: равнинный *J. sobolifera* (Sims) Opiz и высокогорный *J. preissiana* (Domin) Omelczuk et Czopik. Первый известен из нескольких местонахождений северной и северо-западной Украины (Волинская обл., Ко-

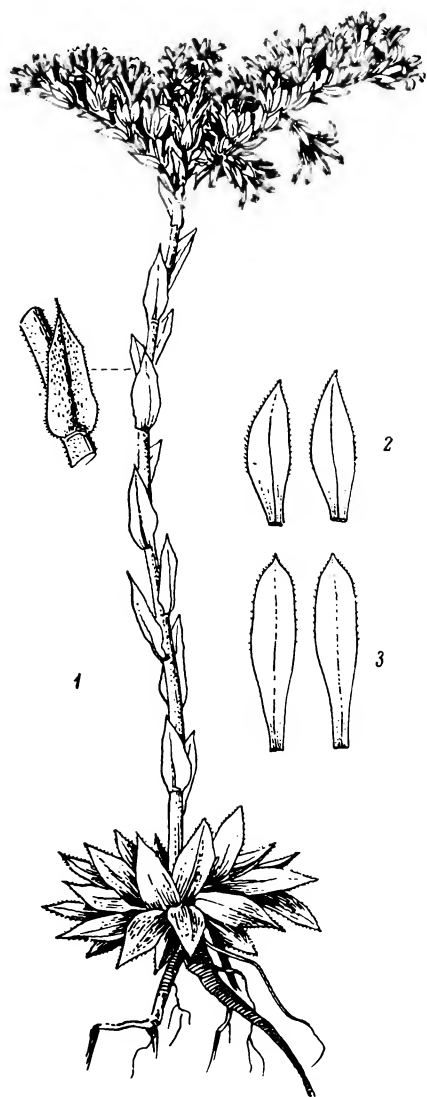


Рис. 1. *Jovibarba preissiana*.

1 — общий вид, 2 — листья розетки *J. preissiana*, 3 — листья розетки *J. sobolifera*.

вельский р-н, окр. с. Воля Ковельская; Ровенская обл., окр. г. Клевань; Киевская обл., Глебовская дача Дымерского лесхоза; на левобережье Днепра на боровых песках по берегу Киевского водохранилища в бывшем Выше-Дубечанском р-не Киевской обл.).

*J. preissiana* приурочен к известняковым каменистым субстратам высокогорья Карпат. В пределах территории СССР известны единичные

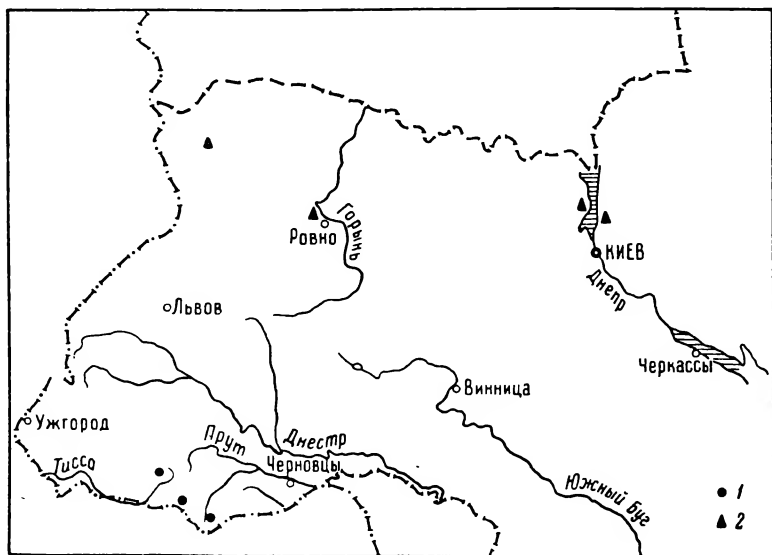


Рис. 2. Схема распространения видов *Jovibarba* на Украине.

1 — *J. preissiana*, 2 — *J. sobolifera*.

местонахождения этого вида в Украинских Карпатах: Мармарошские горы, Чивчинские горы (гора Великий Камень) и Свидовецкий массив (гора Близнаца) (рис. 2).

Указание А. Г. Борисовой (1970) на произрастание в Украинских Карпатах из этого рода также *J. heuffelii* (Schott) A. et D. Löve является ошибочным. Этот вид в пределах Советского Союза пока не обнаружен и достоверно известен до сих пор лишь на Балканах и в Румынских Карпатах (Răvărut, 1956).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Барбарич А. И. (1965). Молодило — *Sempervivum* L. В кн.: Визначник рослин України. — Бордзилівський Є. І. (1953). Рід Молодило — *Sempervivum* L. Флора УРСР, 5. — Борисова А. Г. (1939). Молодило — *Sempervivum* L. Флора СССР, 9. — Борисова А. Г. (1970). Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 1969, 6. — Давиденко И. О. (1969). Соснові ліси з участю молодила шорсткого *Sempervivum hirtum* Jusl. на правобережному Поліссі УРСР. Укр. бот. ж., 26, 6. — Малиновський К. А. (1962). Забуті види флори Українських Карпат. Укр. бот. ж., 19, 3. — Стоянов Н. Б., Б. Стефанов, Б. Китанов. (1963). *Sempervivum* L. Флора на България, 4. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР», (I—XXX). Berger A. (1930). *Crassulaceae*. В кн.: A. Engler — K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Auflage, 18a. — Boissier E. (1872). Genus *Sempervivum* L. Flora Orientalis, II. — De Candolle. (1829). *Sempervivum* w. Prodr. Systematis Naturalis regni vegetabilis. — Domin K. (1932). Podrod *Jovibarba* Koch rodu *Sempervivum* w. Rozpr. 2. Tř. Čes. Akad., 43/29. — Dostál L. (1948—1950). Květena ČSR. — Favarger C., F. Zésiger. (1964). *Sempervivum* L. and *Jovibarba* Opiz. Fl. Europaea, I. — Janchen E. (1957). Catalogus Florae Austriae, 1, 2. — Jávorka S. (1924—1925.) Magyar Flóra. — Koch W. D. J. (1835—1837). Synopsis Florae Germanicae et Helveticae. — Linnaei C. (1759). *Sempervivum* L. Amoenitates Academicae, 4. — Löve A., D. Löve. (1961). Some nomenclatural changes in the European flora. Bot. Notis., 114, 1. — Opiz Ph. M. (1852). Seznam rostlin květeny česke. Spisů mus., 44. — Pawłowska S. (1955). *Sempervivum* L. Fl. Polska, 7. — Pawłowski B. (1956). Flora Tatr, I. — Răvărut M.

(1956). Genus *Sempervivum* L. Flora RPR, 4. — S o ó R. (1966). Magyar flóra és vegetáció rendszertany-növényföldrajzi kézikönyve, II. — S o ó R., S. J á v o r k a. (1951). A magyar növényvilág kézikönyve, I.

Институт ботаники  
им. Н. Г. Холодного  
Академии наук Украинской ССР,  
Киев.

Получено 5 IX 1974.

УДК 581.9 : 582.683.2

М. И. Котов

НОВЫЙ АМЕРИКАНСКИЙ РОД И ВИД  
*LEAVENWORTHIA TORULOSA*  
A. GRAY (*BRASSICACEAE*) В СССР

M. I. K O T O V. NEW AMERICAN GENUS AND SPECIES *LEAVENWORTHIA TORULOSA* A. GRAY (*BRASSICACEAE*) IN THE U. S. S. R.

В статье приводится описание нового для флоры СССР рода и вида, найденного в Архангельской и Белгородской областях.

В СССР произрастают многие адвентивные растения, занесенные из Северной Америки и других отдаленных территорий. Это по большей части ксерофиты, растущие на пустырях, у дорог, на мусорных местах, по железнодорожным насыпям, вблизи жилья. Обитатели сырых мест, лугов и болот составляют незначительную группу адвентивных растений. К ним относится, например, *Sisyrinchium bermudiana* L. (*S. angustifolium* Mill.) с Бермудских островов, расположенных в Атлантическом океане, в 900 км к востоку от Северной Америки; он занесен во многие места: на Украину (Карпаты, Киев), в Москву, на Дальний Восток; укажем еще на *Juncus macer* S. F. Gray (*J. tenuis* Willd.) из Северной Америки и на *Commelina communis* L., попавшей к нам (окр. Киева, Закарпатье) из Китая. К этой группе я отношу и впервые найденную у нас *Leavenworthia torulosa* A. Gray. Некоторые из занесенных к нам из далеких стран растений были описаны как новые виды, например североамериканский *Epilobium adenocaulon* Hausskn., описан М. Г. Поповым как *E. dominii* М. Попов (1947) из Карпат; *Chrysochamelia elliptica* Boiss., малоазиатское растение, занесенное в Башкирию, как *Ch. draboides* Woronow (1931).

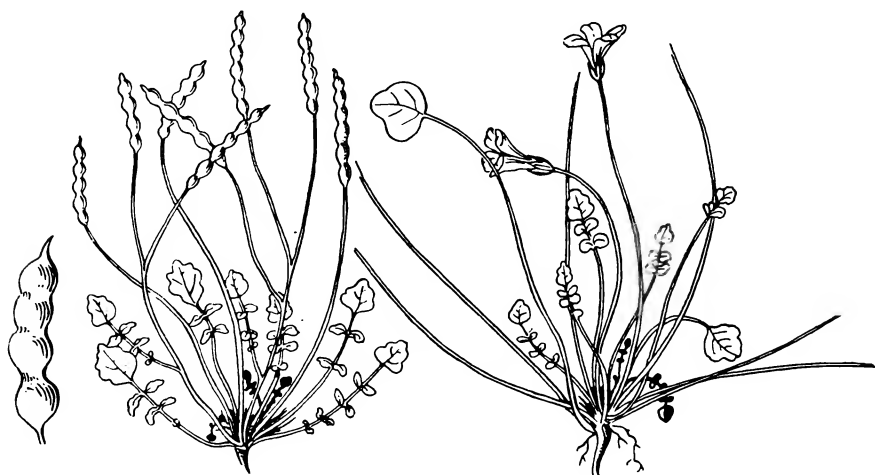
Род *Leavenworthia* состоит из 4 видов, произрастающих в юго-восточной части Северной Америки. Впервые в СССР растение из этого рода было собрано нами на сыром месте у плотины через речку Оскол 17 мая 1915 года в бывш. Воронежской губ. (теперь Белгородская обл.) у с. Уразово и неправильно определено как *Cardamine pratensis* L. var. *uniflora* (Stern. et Horre) Kотов. Растение вскоре было забыто. Оно не упоминается ни во «Флоре СССР», ни во «Флора Еуропаеа», ни у С. К. Черепанова (1973) в его «Своде дополнений и изменений к «Флоре СССР» (т. I—XXX)». Обрабатывая семейство *Brassicaceae* для «Флоры европейской части СССР», я обнаружил в гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Киев) еще одно новое местонахождение этого растения: Архангельская губ., Усть-Печора, дер. Куя, на болоте, 5 августа 1912 г. собр. М. Я. Савенков. Приводим описание рода и вида.

Род Ливенворция — *Leavenworthia* Torr. 1837, Ann. Lyc. New York's : 87, 5.

Низкорослые однолетники, голые, с лировидными листьями и одиночными или немногими верхушечными цветками, лепестки обратноклиновидные. Стручки плоские, широколинейные или продолговатые, с коротким носиком, створки раскрываются, без жилок. Семена по одному в каждом гнезде стручка, крылатые или окаймленные.

4 вида, произрастающих в юго-восточной части Северной Америки.  
Т и п: *L. aurea* Torr.

*L. torulosa* A. Gray, 1880, Bot. Gaz. (Chicago) 5 : 26. Britton and Brown, 1970, Ill. Fl. North. Unit. Stat. and Canada 2 : 189, icon. — *Cardamine pratensis* L. var. *uniflora* Kotov, 1924, Укр. бот. ж. 1922, 2 : 48. — *C. dentata* Schult. var. *uniflora* (Kotov) Kotov, 1953, Фл. УРСР 5 : 281. — Л. четко-  
видная.



*Leavenworthia torulosa* A. Gray.

С т е б л и 2—6 см выс., многочисленные, безлистные или с 1—2 листьями в нижней части. Прикорневые листья в розетке лировидные, многочисленные, 1—4 см дл., с 5—15 боковыми долями 2—3 мм дл., неправильно-зубчатыми или угловатыми и конечной долей значительно длиннее и шире боковых. Цветки мелкие, на верхушке стеблей одиночные; лепестки выемчатые, белые или пурпуровые с желтым основанием, вдвое длиннее чашелистиков. Стручки удлиненные или линейные, 6—15 мм дл. и 2 мм шир., ко времени созревания четковидные. Столбик заметный, 1.5—2 мм дл. Семена окаймленные, едва крылатые.

Однолетник, собран в указанных пунктах Архангельской и Белгородской областей; на севере цветет в августе, на юге — в мае.

Институт ботаники  
им. Н. Г. Холодного  
Академии наук Украинской ССР,  
Киев.

Получено 20 VI 1974.

УДК 581.9 : 582.683.2 (571.6)

С. С. Харкевич

## **BORODINIA N. BUSCH — НОВЫЙ РОД ДЛЯ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА (BRASSICACEAE)**

S. S. KHARKEVICH. BORODINIA N. BUSCH — NEW GENUS FOR  
THE SOVIET FAR EAST (BRASSICACEAE)

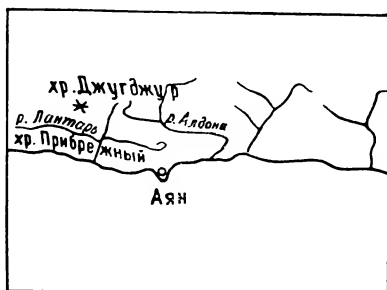
Монотипный род бородиния (*Borodinia baicalensis* N. Busch) был описан Н. А. Бушем (1939) в 1921 г. с п-ова «Святой нос» на Байкале. Произрастает она на камнях и в трещинах скал гольцов на высоте 1200—1300 м над ур. м. Буш рассматривал этот род как эндем Даурии, по-видимому, древний.

М. Г. Попов (1957) приводит бородинию для северного и северо-западного берегов Байкала, указывает ее местообитания на скалах и каменистых склонах на гольцах. Несколько позже Попов и В. В. Бусик (1966) характеризуют ее как эндем северных побережий Байкала, встречающийся также в подгольцовом поясе Байкальского хребта.

В 1964 г. Л. И. Малышев и Ю. А. Петроченко обнаружили бородинию в районе хребтов Кодар и Удокан на восточной окраине Станового нагорья. Малышев (1972) отмечает, что бородиния встречается прерывисто в гольцовом поясе, изредка спускается в подгольцовый пояс и в верхнюю часть лесного пояса (до 900—2100 м над ур. м.), растет на сухих щебнистых некарбонатных осыпях, каменистых осыпях, скалах, замшелых каменистых склонах, в щебнистой лишайниковой и лишайниковой тундрах.

Исходя из прерывистого характера ареала бородинии, Малышев считает, что этот вид возник в самом начале формирования на нагорье высокогорной флоры. Проявление этого он усматривает в том, что бородиния нестрого приурочена к высокогорьям, где встречается иногда под утесами в лесном поясе, например на горе Загород (хр. Кодар). Малышев также показал точечным методом распространение бородинии на Становом нагорье, считая ее единственным эндемичным родом нагорья.

Во время проведения совместных с Т. Г. Буч флористических исследований в Аяно-Майском районе Хабаровского края мы собрали бородинию 15 IX 1973 на сухих щебнистых осыпях безлесного склона сопки, покрытого пятнами кедрового стланика, на высоте около 300 м над ур. м. в подножьях восточного макросклона хр. Джугджур, в районе пункта «Дуркино», в долине р. Лантарь. Бородиния встречалась довольно часто, образуя «дерновинки» из густых розеток кожистых листьев, венчающих толстые укороченные побеги, густо покрытые остатками черешков; она была в фазе зрелых плодов.



Местонахождение *Borodinia baicalensis* на хр. Джугджур (Хабаровский край).

Растительный покров на осыпях был несомкнутый. Совместно с бородинией отмечены: *Selaginella borealis* (Kaulf.) Rupr., *Carex alpicola* Popl. ex Sukacz., *Calamagrostis arctica* Vasey, *Pulsatilla ajanensis* Regel et Til., *Parrya ajanensis* N. Busch, *Sedum cyaneum* J. Rudolf, *Saxifraga redowskiana* Sternb., *Rhododendron parvifolium* Adams, *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *Campanula dasyantha* Bieb., *Artemisia arctica* Less., *A. borealis* Pall. и др.

Интересно отметить, что совместно с бородинией в изобилии встречен *Leontopodium antennarioides* Soczava, указываемый В. Н. Ворошиловым (1966) лишь для Нижнего Амура (хр. Дуссэ-Алинь), высокогорий Приморья и о. Сахалин (п-ов Шмидта). В гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР хранится гербарный лист этого вида, собранный Т. И. Нечаевой на южном склоне сопки близ устья р. Б. Лонгри на п-ове Шмидта.

В том же урочище, в долине р. Лантарь, мы собрали *Cardamine prorepens* Fisch., приводимую Ворошиловым (1966) для Верхнего Амура и горы Тардоки-Яни на юге Хабаровского края. Сердечник рос на галечнике в долине реки. 15 IX 1973 он находился в фазе незрелых плодов. В гербарии Института хранятся образцы этого вида, собранные С. А. Дорониным в Охотии, на галечнике р. Конмончан на побережье Удской губы в бассейне р. Уды, в Хабаровском крае, цв., 18 VIII 1963.

Следует отметить, что именно на этом участке выходит на побережье Охотского моря сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. На реликтовый

характер этих местонахождений сосны указывали Б. П. Колесников (1945) и Ю. И. Манько и В. Н. Ворошилов (1974). Сосна играет здесь значительную лесообразующую роль наряду с *Larix dahurica* Turcz., *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. и *Pinus pumila* (Pall.) Regel.

Сопряженность нахождения сосны обыкновенной, бородинии и сердечника ползучего дает основание допустить не случайный, заносный, а закономерный характер нахождения ее на Дальнем Востоке и свидетельствует, по-видимому, об имевшей место в прошлом даурско-восточносибирской флористической волне, докатившейся до Охотского побережья и сохранившейся до наших дней в виде реликтового очага.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Б у ш Н. А. (1939). Род Бородиния. «Флора СССР», 8. — В о р о ш и л о в В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — К о л е с н и к о в Б. П. (1945). Обыкновенная сосна *Pinus sylvestris* L. s. l. на юго-восточной границе своего ареала. Бюлл. МОИП, отд. биол., нов. сер., 50, 5—6. — М а л ы ш е в Л. И. (1972). Высокогорная флора Станового нагорья. Состав, особенности, генезис. — М а н ь к о Ю. И., В. Н. В о р о ш и л о в. (1974). Новые находки сосны *Pinus sylvestris* L. на Охотском побережье. Бот. ж., 59, 5. — П о п о в М. Г. (1957). Флора Средней Сибири. I. — П о п о в М. Г., В. В. Б у с и к. (1966). Конспект флоры побережья озера Байкал.

Биолого-почвенный институт  
ДВНЦ Академии наук СССР,  
г. Владивосток.

Получено 1 VII 1974.

УДК 632.51 (574.11)

В. И. Буянкин

### НОВЫЕ СОРНЫЕ РАСТЕНИЯ УРАЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

V. I. B U Y A N K I N. NEW RUDERAL PLANTS OF THE URALS REGION

Изучение засоренности посевов сельскохозяйственных культур проводилось нами с 1967 по 1974 г. в 27 хозяйствах Уральской области. При этом обнаружено 139 видов сорных растений. Особый интерес представляют новые и редкие сорняки.

*Setaria verticillata* (L.) Beauv. В Казахстане широко распространены в посевах два вида щетинника — *S. viridis* (L.) Beauv. и *S. glauca* (L.) Beauv. (Иллюстрированный определитель. . ., 1969; Оразова, 1972). Щетинник же мутовчатый до сих пор не был найден в области, нет его и в гербарии Уральского педагогического института. В конце июля 1974 г. на посадках клубники Уральской сельскохозяйственной опытной станции мною было обнаружено сразу несколько десятков растений щетинника мутовчатого, растения находились в конце фазы цветения. Дальнейшие наблюдения показали, что все растения щетинника мутовчатого дали зрелые семена, осыпавшиеся до наступления заморозков. Согласно сообщению Ф. Ческиса (1924), щетинник мутовчатый является более влаголюбивым сорняком, чем щетинники сизый и зеленый. Поэтому он может стать серьезным конкурентом не только щетинников, но и других сорняков орошаемых земель области. На территорию опытной станции его семена могли быть занесены с посадочным материалом различных сортов клубники, испытаниями которых занимается отдел плодоводства.

*Solanum rostratum* Dun. паслен колючий (клювовидный) — карантинный сорняк, зарегистрированный до сих пор в Казахстане лишь в Джамбульской области (Справочник. . ., 1970), обнаружен и собран мною в августе 1973 г. вблизи железной дороги, проходящей через территорию Уральской сельскохозяйственной опытной станции. Растения находились в фазе цветения. Первичный очаг сорняка был ликвидирован, однако в конце сентября на соседнем поле, по жнивью ячменя, найдены еще две куртины паслена колючего. Очевидно, после скашивания хлебов растения





Впервые отпечатки растений отсюда были собраны экспедиционным отрядом лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР при участии автора в 1958 году. Местом сбора послужил небольшой останец, расположенный в 200 м от дороги, проходящей вдоль подножья горы Кара-Бирюк. Позднее геологом Б. А. Борисовым обнаружено второе место захоронения флоры, в 350—400 м к северу от первого. Третья точка с флорой, установленная автором, находится в 30 м восточнее второй.

Коллекции, собранные из этих точек, представляют однотипную флору. Однако наиболее разнообразной оказалась коллекция, собранная из третьего захоронения, которая отличается хорошей сохранностью отпечатков и включает все виды, встреченные в двух других точках. В ее со-



Рис. 1. Схема местонахождения позднемеловой флоры из Жуванкары.

ставе предварительно установлены следующие формы: *Asplenium* sp., *Araucaria* sp., *Sequoia minuta* Sveshn., *Cedrus* sp.?, *Parataxodium wigginsii* C. Arnold and Lowth., *Taxodium zaisanicum* sp. n., *Glyptostrobus europaeus* (Brongn.) Heer, *Thuja cretacea* (Heer) Newb., *Libocedrus catenulata* (Bell) Krysh., *Litsea* sp., *Trochodendroides vassilenkoi* Iljinskaja et Romanova, *Trochodendroides* sp., *Platanus pseudoguillelmae* Krasser, *P. altaica* sp. n., *Protophyllum* cf. *ignatianum* Krysh. et Baik., *Pterospermites undulatus* Knowlt., *Nyssa arctica* Heer, *Araliaceae* gen. sp., *Vitis* sp., *Debeya altaica* sp. n., *Poacites* sp., *Carpolithus* sp. Как видно из приведенного списка, хвойные в коллекции представлены довольно разнообразно. Среди них наибольший интерес представляют *Thuja cretacea* и *Libocedrus catenulata*, принадлежащие к сем. *Cupressaceae*. Отпечатки *Thuja cretacea* изобилуют в этом захоронении, в то время как *Libocedrus catenulata* встречен всего на двух штуфах, однако следует отметить, что Северное Призайсанье является четвертым местом, где он был обнаружен. Ниже приводится их описание.

## Сем. CUPRESSACEAE

### *Thuja cretacea* (Heer) Newberry

Табл. I, 1—4; табл. II, 1—3 (см. вклейки); рис. 2

*Thuja cretacea*: Newberry, 1895, t. X, fig. 1, 1a; Berry, 1911, p. 83; Криштофович, 1938, стр. 10, табл. 1, фиг. 5, 6; Криштофович, 1958a, стр. 42, табл. 7, фиг. 5, 6; Криштофович и Байковская, 1960, стр. 65, табл. XIII, фиг. 6, 7, рис. 23; Свешникова, 1967, стр. 198, табл. XI, фиг. 9—11, табл. XII, фиг. 1—4. *Libocedrus cretacea*: Heer, 1882, p. 49, t. XXIX,

fig. 1—3; t. XLIII, fig. 1d. *Cupressinocladus cretacea* (Heer) Seward, 1926, p. 100, text fig. 13, *Cupressinocladus* sp., Seward and Conway, 1935, p. 11, fig. 2.

**О п и с а н и е.** В коллекции этот вид представлен 80 отпечатками побегов разной величины в основном хорошей сохранности. Наиболее крупный среди них сохранился на штуфе 344/330, его длина 10.5 см. От основного побега под углом 35—40° отходят два длинных побега второго порядка, длина правого 7.6 см, левого 5.7 см. От них отходят мелкие побеги третьего порядка под углом 40°. Более длинные из них отходят от основания и достигают 2.5 см, к верхушке постепенно укорачиваются и достигают только 0.7 см. Отходят они под углом 40°, на всем протяжении имеют постоянную ширину 2 мм, располагаются почти супротивно и заканчиваются остроконечной верхушкой. Листорасположение декуссатное, листья маргинальные и фациальные хорошо различимы по форме. Маргинальные листья узкие, сжатые с боков, до 4 мм длины и 1 мм ширины. Они слабо серповидно изогнутой формы с заостренной верхушкой. Фациальные листья 2.5—3 мм длины и до 2 мм ширины ромбовидные, с остроконечной слегка оттянутой верхушкой и резко выраженным килем и краями. Фаци-

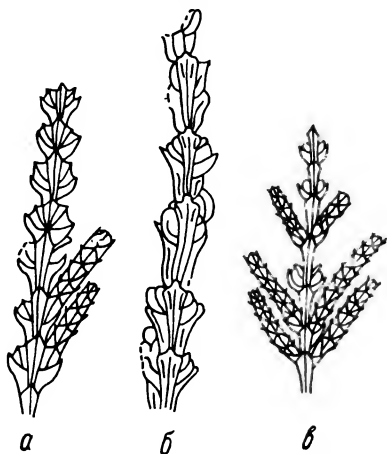


Рис. 2. *Thuja cretacea* (Heer) Newberry,  $\times 2$ .

а — экземпляр с молодыми побегами из Жуванкары; б — экземпляр с зачатками боковых побегов; в — экземпляр с молодыми побегами из бассейна р. Колымы (Криштофович, 1957 г.).

альные листья, налегая друг на друга, образуют рисунок в форме цепочки ромбов. Среди отпечатков этого растения преобладают побеги, подобные описанным выше. Реже встречаются отпечатки веточек с узкими побегами. На штуфе 334/84 сохранившийся побег имеет 5.5 см длины: побеги второго порядка в нижней части основного достигают 1.5 см в длину, в верхней — 0.4 см; ширина их 1 мм. Несмотря на такую малую ширину, листовой рисунок, характерный для этого вида, ясно выражен. Наряду с вполне развитыми побегами в коллекции сохранились отпечатки с молодыми побегами. На основном побеге латеральные листья значительно отогнуты и в их пазухах видны шаровидные образования, представляющие собой начальную стадию образования молодых побегов.

**С р а в н е н и е.** Описанные отпечатки по своим морфологическим признакам близки *Th. cretacea* из Вилуйской впадины. Отличаются они только размерами: зайсанские крупнее, хотя наряду с ними есть и мелкие экземпляры. Близки они и к колымским формам, где был также встречен побег с начальной стадией образования молодых побегов, что можно было наблюдать и у зайсанской формы. Отпечатки из Жуванкары от сахалинских отличаются более вытянутыми маргинальными листьями и преобладанием крупных экземпляров.

**Г е о л о г и ч е с к о е   р а с п р о с т р а н е н и е.** *Th. cretacea* распространена в верхнемеловых отложениях Амбой (в Северной Америке), Западной Гренландии, Сахалина, бассейной рр. Колымы, Анадыря, Вилуйской и Зайсанской впадин.

*Libocedrus catenulata* (Bell) Kryshthofovich

Табл. II (см. вклейку, 4, 5)

*Libocedrus catenulata*: Криштофович и Байковская, 1966, стр. 243, табл. VI, фиг. 3; Свешникова, 1967, стр. 199, табл. XI, фиг. 12, табл. XII, фиг. 5, 6. *Androvettia catenulata*: Bell, 1949, p. 46, t. XV, fig. 1—5, t. XVI, fig. 4, t. XXVII, fig. 5—8.

**О п и с а н и е.** Этот вид представлен в коллекции всего двумя отпечатками. Крупный побег сохранился на штуфе 344/52, его длина 12 см. От основного побега супротивно отходят побеги второго порядка с интервалом в 1 см, угол отхождения 40—50°, на описываемом отпечатке боковых побегов по 10 с каждой стороны. От боковых побегов в свою очередь супротивно ответвляются побеги третьего порядка; они в основном короткие, от 0.5 см и короче, также прикреплены супротивно под углом 30—35°. Листорасположение декуссатное, листья различаются по форме: маргинальные узкие, 2—4 мм длины, от 1 мм ширины и меньше, с заостренной верхушкой, ланцетной формы, отходят от побега под углом 25—30°; фациальные от 2 до 5 мм длины и 1—1.5 мм ширины, удлинненно-ромбические с заостренной верхушкой. Другой отпечаток представляет конец побега второго порядка.

**С р а в н е н и е.** Побеги *L. catenulata* из Северного Призайсания очень близки к цагайским, их отличие заключается в большей ширине побегов второго и третьего порядка. Не отличаются они и от якутских. К сожалению, детального сравнения с отпечатками из Канады, приведенными Бэллом, провести невозможно, так как изображены они на таблицах нечетко.

**Г е о л о г и ч е с к о е   р а с п р о с т р а н е н и е.** Этот вид известен из мела-палеоцена Канады, верхнего мела Цагаяна и Якутии. Зайсанская впадина — его четвертое местонахождение.

#### ЛИТЕРАТУРА

К р и ш т о ф о в и ч А. Н. (1938). Верхнемеловые растения бассейна р. Колымы. Матер. по изуч. Колымско-Индигирского края, сер. 1, Геология и геоморфология, 15. — К р и ш т о ф о в и ч А. Н. (1958a). Меловая флора бассейна р. Анадыря. Палеоботаника, III. — К р и ш т о ф о в и ч А. Н. (1958b). Ископаемая флора Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. Палеоботаника, III. — К р и ш т о ф о в и ч А. Н., Т. Н. Байковская. (1960). Меловая флора Сахалина. — К р и ш т о ф о в и ч А. Н., Т. Н. Байковская. (1966). Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. А. Н. Криштофович, Избр. тр., III. — С в е ш н и к о в а И. Н. (1967). Ископаемые хвойные Вилуйской синеклизы. Палеоботаника, VI. — B e l l W. A. (1949). Uppermost Cretaceous and Paleocene floras of Western Alberta. Geol. Surv. Bull., 19. — H e e r O. (1882). Die fossile Flora Grönlands, Flora foss. arctica, VI. — N e w b e r r y J. S. (1895). The Flora of the Amboy clays. Monographs of the United States Geological Survey, XXVI, 1. — S e w a r d A. C. (1926). The Cretaceous plant-bearing rocks of Western Greenland. Philosoph. Transact. Royal Soc. London, ser. B, 215. 2. — S e w a r d A. C., V. M. C o n w a y. (1935). Fossil plants from Kingigtok an Kagdlunguak, west Greenland. Meddelelser om Grønland, 93, 5.

Институт зоологии  
Академии наук Казахской ССР,  
Алма-Ата.

Получено 13 XI 1974.

УДК 581.331.2 : 582.881 : (118.21) (471.0)

В. Ф. Тарасевич

### ПЫЛЬЦА *ALANGIUM* В МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РУССКОЙ РАВНИНЫ (*ALANGIACEAE*)

V. F. T A R A S E V I C H. POLLEN OF *ALANGIUM* IN MIOCENE DEPOSITS  
OF THE RUSSIAN PLAIN (*ALANGIACEAE*)

Статья посвящена ископаемым находкам пыльцы *Alangium* из миоценовых отложений Русской равнины. Приводится подробное описание морфологии *Alangium barghoornianum* Grav., которое сопровождается микрофотографиями. Установлено наиболее близкое сходство ископаемой пыльцы с *Alangium kurzii* Craib из секции *Marlea*.

В настоящее время род *Alangium*, являющийся единственным родом сем. *Alangiaceae*, насчитывает 19 видов, обитающих в тропиках Старого Света (Африка, о. Цейлон, Индия, Малазия) и частично во внетропической части Юго-Восточной Азии (Китай, Япония) (рис. 1) и объединенных в 4 секции: *Conostigma*, *Alangium*, *Marlea* и *Rhytidandra*. Это листопадные деревья, реже кустарники или древесные лианы, произрастающие в различных геоморфологических условиях: от уровня моря до высоты 3300 м над ур. м. в горах.

На основании палеоботанических данных (отпечатков листьев, плодов и пыльцы) установлено, что в олигоцен-раннемиоценовое время один из видов рода *Alangium* секции *Marlea* был распространен не только в пределах Евразии, но и произрастал также на востоке Северной Америки.

Первые сведения об ископаемой пыльце рода *Alangium* сообщены Траверсом (Traverse, 1955), который описал *Alangium barghoornianum* из Брен-

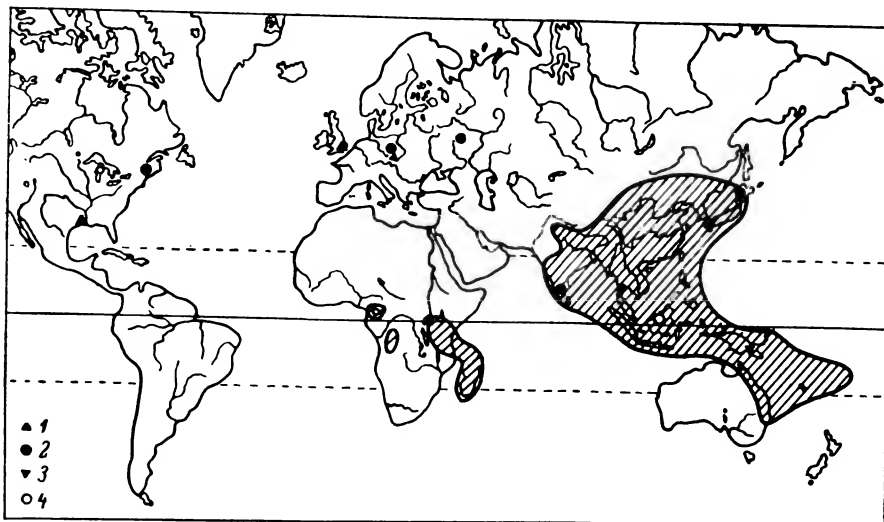


Рис. 1. Современный ареал р. *Alangium* и находки ископаемой пыльцы этого рода (по Reitsma, 1970, с дополнением автора).

1 — эоцен, 2 — олигоцен/миоцен, 3 — плиоцен, 4 — третичная эпоха.

донских лигнитов Северной Америки. Позже Крутч (Krutzsch, 1962) описал *Alangiopollis barghoornianum* из раннемиоценовых отложений ГДР. Пыльца этого вида найдена Надь (Nagy, 1962) в нижнемиоценовых отложениях Венгрии и Пацлтовой (Paclová, 1963, 1966) в позднеолигоценных и раннемиоценовых отложениях Чехии.

Позднее Крутч (1969) описал новый вид *Alangiopollis eocenicum* из эоценовых отложений Восточной Германии. Известна пыльца *Alangium* sp. из лондонских глин (Reitsma, 1970).

Пыльца *Alangium* отмечается в третичных отложениях Борнео и Нигерии (Reitsma, 1970). Она была обнаружена также Сато (Sato, 1963) в миоценовых отложениях Хоккайдо, но описания ископаемых форм отсутствуют.

Из верхнеплиоценовых осадков Новой Гвинеи Куксон (Cookson, 1957) описала *Alangium javanicoides*. Фейрчайлд и Элсик (Fairchild, Elsik, 1969) приводят фотографию пыльцевого зерна *Nyssa* (?) (табл. 38, фиг. 49) из эоценовых осадков побережья Мексиканского залива, которое больше похоже на пыльцевое зерно *Alangium*. Пыльцу из лигнитов миоценового возраста Южной Индии изучал Раманьям (Ramanujam, 1966) и дал описание ископаемых форм, отнесенных им к *Margocolporites dubius* и *M. complexus*. Судя по описаниям и таблице микрофотографий, приложенных к работе, эти пыльцевые зерна принадлежат *Alangium*.

О находке пыльцы *Alangium* в эоценовых отложениях Южного Приморья сообщается Н. С. Громовой (1963), а в олигоценовых отложениях Западной Сибири Н. Д. Мчедlishvili и С. Р. Самойлович (1962). Однако никакой документации в этих сообщениях не приводится.

В пределах Русской равнины пыльца *Alangium* ранее не была обнаружена. Вместе с тем отпечатки листьев и плоды были найдены в миоценовых отложениях Северного Приазовья (Тесленко, 1959), Днепровско-Донецкой впадины (Коваль, 1957), Молдавии (Негру, 1969) и Окско-Донской равнины (Иосифова, Якубовская, 1969).

При палинологическом исследовании миоценовых отложений Окско-Донской равнины в подошвенной части ламкинской свиты (скважина 72, глубина 103 м) нами были обнаружены пять пыльцевых зерен *Alangium*, принадлежащего к секции *Marlea*. Ниже приводится описание морфологических особенностей найденных ископаемых зерен.

Выполнению настоящей работы в значительной мере способствовали работы Айда, Бартлетт и Баргхорна (Eyde и др., 1969) и Рейтзма (Reitsma, 1970), посвященные изучению рецентной пыльцы рода *Alangium*, в которых приводятся описания и таблицы прекрасно выполненных микрофотографий.

Работа по определению ископаемой формы из миоценовых отложений Окско-Донской равнины проводилась в палинологической лаборатории НИГЭИ ЛГУ под руководством Е. Н. Анановой, которой автор приносит благодарность за постоянные консультации и ценные советы при оформлении статьи.

## Порядок CORNALES

### Семейство ALANGIACEAE A. P. Decandolle

#### Род ALANGIUM Lamarck

#### *Alangium barghoornianum* (Trav.) emend. Tarasevicz

Табл. I, 1—7; табл. II, 1—4 (см. вклейки)

Табл. I, 1—7, препарат 252к, скважина 72, глубина 103, Окско-Донская равнина, терновские слои ламкинской свиты; табл. II, 1—2, препарат 252/10, там же; табл. II, 3, препарат 252, там же; табл. II, 4, препарат 252/4, там же.

1955. *Alangium barghoornianum* Trav. Traverse, p. 64, fig. 12 (102).

1962. *Alangiopollis barghoornianum* (Trav.) W. Kr. Krutzsch, s. 280, taf. VII, fig. 1—4.

**О п и с а н и е.** Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, крупные, с экваториальным диаметром 63—72.2 мкм, встречаются только в полярной проекции. В очертании округло-трехлопастные. Борозды длиной 36.2—43.1 мкм, заканчиваются клиновидно, с бескульптурной мембраной. Ширина их на экваторе 10.2—13.4 мкм. Апокольпий 15.1—20.4 мкм, мезокольпий 45.6—53.0 мкм. Оры крупные, овальной формы,  $3.2 \times 9.2$ — $5.1 \times 10.2$  мкм. Экзина двухслойная, толщиной 3.2 мкм на мезопориумах, к бороздам утончается. Сэкзина толще нэкзины, булавовидная. Стерженьки имеют короткие ножки и продольно вытянутые головки. Скульптура крупносетчатая. Ячеи неправильно-многоугольные, разновеликие, диаметр 3—5 мкм, толщина стенок ячеек около 1 мкм. К краям борозд и полюсам форма ячеек изменяется до вытянутой, отчего скульптура приобретает струйчатый рисунок. При опускании тубуса микроскопа до уровня стерженькового слоя скульптура приобретает мелкосетчатый или мелкобугорчатый характер. Цвет пыльцевых зерен зеленоватый.

**И з м е н ч и в о с т ь.** Обнаруженные нами пять пыльцевых зерен однообразны по строению и характеризуются постоянством признаков, несколько варьируя в размерах.

**С р а в н е н и е.** Описанные пыльцевые зерна по морфологическим особенностям и биометрическим данным имеют большое сходство с *Alangium barghoornianum* Trav. (Traverse, 1955) и *Alangiopollis barghoornianum*

(Trav.) W. Kr. (Krutzsch, 1962). В настоящее время имеется ряд работ по морфологии рецентной пыльцы рода *Alangium* (Erdtman, 1952; Wang и др., 1960; Straka, Simon, 1967; Eyde и др., 1969; Reitsma, 1970), поэтому нет необходимости признавать искусственный род *Alangiopolis*. У нас не вызывает сомнения принадлежность ископаемых зерен к роду *Alangium*, тем более что известны находки его по плодам.

Сопоставление с рецентной пыльцой показывает на принадлежность ископаемой формы к секции *Marlea*. Наибольшее сходство обнаруживается

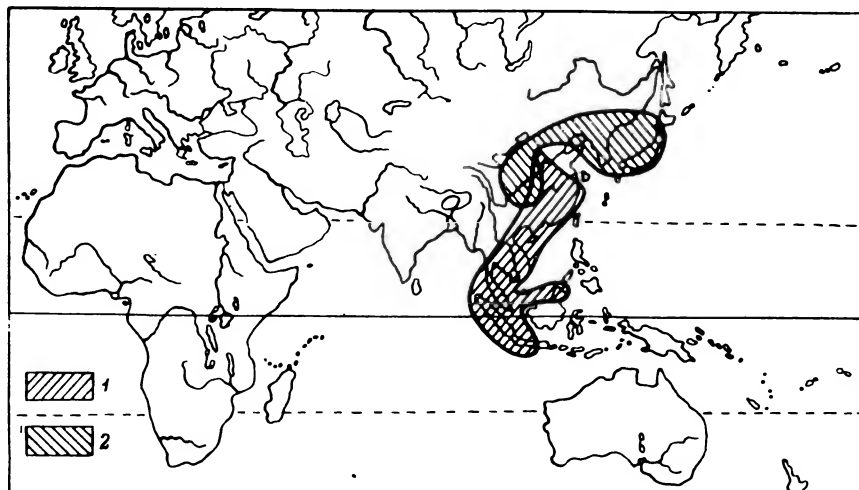


Рис. 2. Ареалы *Alangium kurzii* Craib (1) и *A. platanifolium* Sieb. et Zucc. (2) (по Reitsma, 1970).

с пыльцой *A. kurzii* Craib, у которого скульптура также имеет крупносетчатый рисунок (Eyde и др., 1969; Reitsma, 1970) (табл. 2, 6). Однако отождествление ископаемых форм с этим видом едва ли возможно. Рейтзма, вероятно, справедливо рассматривает ископаемый вид как родоначальный, дифференцировавшийся на два современных вида: *Alangium kurzii* Craib и *A. platanifolium* Sieb. et Zucc.

**Геологическое распространение.** Встречается изредка в терновских слоях ламкинской свиты Окско-Донской равнины, обнаружена лишь в одной из скважин.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Громова Н. С. (1963). Палинологическая характеристика палеогеновых отложений. В кн.: История палеогенового угленакопления на территории Сахалина. Лабор. геол. угля АН СССР, XVII. — Иосифова Ю. И., Т. А. Якубовская. (1969). Новые данные о стратиграфии миоцена Окско-Донской равнины. ДАН СССР, 189, 3. — Коваль Я. М. (1950). Материалы для изучения полтавского яруса. (I. Новые данные о Тимском месторождении третичной флоры). Зап. геол. факульт. Харьковск. унив., 10. — Коваль Я. М. (1957). Материалы для изучения полтавского яруса. 2. О Пасековском месторождении буроугольной флоры. Уч. зап. Харьковск. унив., 93, Зап. геол. факульт., 14. — Куприянова Л. А., Л. А. Алешина. (1967). Палинологическая терминология покрытосеменных растений. — Мчедlishvili Н. Д., С. Р. Самойлович. (1962). Общее во флорах мезозоя и кайнозоя Западной Сибири и Австрало-Новозеландской области. В кн.: К первой международной палинологической конференции (Таксон, США), Доклады советских палинологов. — Негру А. Г. (1969). Миоценовая флора села Бурсук в Молдавии. Бот. ж., 54, 11. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Тесленко Ю. В. (1959). Материалы к изучению миоценовой флоры Северного Приазовья. Бот. ж., 44, 1. — Cookson J. (1957). On some Australian Tertiary spores and pollen grains that extend the geological and geographical distribution of living genera. Proc. Roy. Soc. Victoria, now ser., 69. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Eyde R. H. (1968). Flowers, fruit and a phylogeny of *Alangiaceae*. Arnold Arboretum, 49, 2. — Eyde R. H., A. Bartlett, E. S. Barghoorn. (1969). Fossil record of *Alangium*. Bull. Torrey Bot. Club, 96, 3. — Fairchild W. F.,

W. C. E l s i k. (1969). Characteristic palynomorphs of the lower Tertiary in the Gulf Coast. *Palaeontographica*, B, 128. — K r u t z s c h W. (1962). Stratigraphisch bzw. botanisch wichtige neue Sporen- und Pollenformen aus dem deutschen Tertiär. *Geologie*, 11, 3. — K r u t z s c h W. (1969). Über einige stratigraphisch wichtige neue longaxoner Pollen aus dem mitteleuropäischen Alttertiär. *Geologie*, 18, 4. — N a g y E. (1962). New pollen species from the lower miocene of the Bakony mountain of Hungary. *Acta botanica*, VIII, 1—2. — P a c l t o v á B. (1963). Die palynologische Forschung in den Schichten Chatt-Aquitain in Braunkohtenbecken Modry Kamen. *Geol. Práce Zpravy*, 27. — P a c l t o v á B. (1966). The results of micropalaeobotanical studies of the Chattian-Aquitainian complex in Slovakia. *Rozpravy Česk. Akad. Ved, Rada Mat. Prirod. Ved*, 76, 13. — R a m a n u j a m C. G. K. (1966). Palynology of The Miocene lignite from South Arcot District, Madras, India. *Pollen et spores*, 8, 1. — R e i t s m a T. (1970). Pollen morphology of the *Alangiaceae*. *Rev. Palaeobot. a; Palynol.*, 10. — S a t o S. (1963). Palynological study on Miocene sediments of Hokkaido, Japan. *I. Fac. Sci., Hokkaido Univ.*, ser. 4, 1—2. — S t r a k a H., A. S i m o n. (1967). Palynologie Madagassica et Mascarenica, fam. 158 bis. *Alangiaceae*. *Pollen et spores*, 9, 3. — T r a v e r s e A. (1955). Pollen analysis of the Brandon lignite of Vermont. *U. S. Dep. Interior Bur. Mines., Rep. Invest.* 5151. — W a n g F. H. N. F. C h e i n. T. T. C h z a n g. (1960). Morphology of pollen of Chinese plants.

Ленинградский государственный  
университет.

Получено 18 VIII 1974.

УДК 582.475 (97 : 968.42)

Л. И. Крестьянин, В. А. Макаров

## O *PINUS SIBIRICA* DU TOUR НА СОЛОВЕЦКИХ ОСТРОВАХ

L. I. K R E S T Y A S H I N, V. A. M A K A R O V.  
ON THE *PINUS SIBIRICA* DU TOUR OF THE SOLOVETSK ISLANDS

В летний период 1970 г. проведено обследование культур кедра *Pinus sibirica* Du Tour, созданных в конце XIX в. и в 30-х годах нашего столетия на Соловецких островах. Выявлено 4 участка кедра в возрасте от 35 до 95 лет.

Хороший рост и семеношение кедра на Соловецких островах свидетельствуют о полном соответствии почвенных и климатических условий района биологии этого вида.

Кедр сибирский на Северо-Западе СССР является перспективной древесной породой. Целесообразность введения его в наши северные леса подчеркивали в своих трудах М. М. Орлов (1928) и другие лесоводы. Однако недостаточная изученность биологии кедра за пределами ареала естественного распространения зачастую делает неудачными попытки создать культуры его в производственных условиях. Имеющиеся молодые культуры этой породы в Архангельской области (Орлов, Тарабрин, 1960) и Карельской АССР (Петров, 1972) расположены значительно южнее. Сведений о произрастании кедра сибирского в районе Белого моря еще очень мало.

Среди лесоводов распространено мнение, что культуры экзотов, созданные монахами в XIX и начале XX века на Соловецких островах, оказались успешными вследствие более благоприятных климатических условий на островах по сравнению с континентом. В табл. 1 приводится сопоставление некоторых показателей климата Соловецких островов, г. Кеми (берег Белого моря; 60 км от островов) и Калевалы (160 км от моря), находящихся примерно на одной, 65-й параллели.

Из табл. 1 видно, что на Соловецких островах только среднегодовая температура воздуха оказалась более высокой, а летние показатели климата здесь даже несколько хуже, чем в районе Кеми и Калевалы.

Некоторое отличие Соловецких островов от северной части Карелии наблюдается лишь в характере размещения почвообразующих пород. Если на севере Карелии нередкость выход на поверхность коренных кри-



ТАБЛИЦА 1

Сравнение некоторых климатических показателей  
на Соловецких островах и на континенте  
(многолетние средние)

Метеостанция	Средняя температура воздуха		Сумма суточных температур выше +10°	Продолжительность вегетационного периода в днях	Сумма осадков, мм	
	годовая	июля			за год	за летний период
Соловецкие острова	1.1	12.9	899	74	380	110
Кемь	0.8	13.5	1021	81	486	169
Калевала	0.3	15.0	1162	86	449	162

сталлических пород, а также наличие мелких слаборазвитых почв, то на Соловецких островах коренные породы полностью покрыты ледниковыми отложениями мощностью до 100 м и совершенно не отражаются на рельефе местности. Поверхность большого Соловецкого острова представляет собой ряд моренных холмов и гряд, в понижениях и котловинах между которыми расположены торфяные болота. Все имеющиеся посадки кедр сибирского располагаются на этих холмах и грядах по склонам различной экспозиции.

Первое сообщение о произрастании кедр сибирского на Соловецких островах было сделано Б. А. Федуловым (1927). Он обследовал в различных точках острова 69 деревьев. По сообщению Ф. Б. Орлова и В. П. Тарабрина (1960), на 1958 г. из обмеренных Федуловым деревьев сохранилось 50 экз., остальные погибли от повреждений их человеком.

Летом 1970 г. нами проведено обследование кедр на Соловецких островах, целью которого было изучение его роста и семеношения. В результате обследования выявлены новые группы деревьев кедр, произрастающих в различных частях Большого Соловецкого острова.

На рис. 1 показано размещение обследованных групп кедр сибирского в различных частях острова.

В урочище «Хутор Горка» в 1927 г. насчитывалось 46 экз. кедр, к 1970 г. их осталось 36. В районе бывшей Биологической станции из 20 деревьев, произраставших в 1927 г., сохранилось только 6 экз. Давность пней позволяет предположить, что на обоих участках деревья кедр сибирского срублены в 40-х годах, т. е. во время Отечественной войны или сразу после окончания ее.

В урочище «Савватеево» группа из 16 кедр ранее не была обследована. Молодые культуры кедр сибирского, произрастающие в урочище «Варварка», возникли в 30-х годах на месте заброшенного лесного питомника.

Кроме перечисленных групп деревьев, единичные экземпляры кедр сибирского в возрасте до 20 лет встречаются и в других частях Большого



Рис. 1. Местонахождение групп деревьев *Pinus sibirica* на Соловецких островах.

1 — Хутор Горка на Большом Соловецком острове; 2 — урочище Савватеево; 3 — Биологическая станция; 4 — урочище Варварка.

Соловецкого острова. Они произошли от случайно занесенных животными и человеком семян, преимущественно в черничных типах леса (ельник черничный). По мнению лесничего Е. В. Панатина, с которым следует полностью согласиться, кедр сибирский на Соловецких островах антропогенного происхождения; нет основания считать, что он поселился в послеледниковый период или является аборигеном со времени первичного расселения.



Рис. 2. *Pinus sibirica* на Хуторе Горка.

Наиболее старые кедровые деревья произрастают на Хуторе Горка (рис. 2). Определение возраста их при помощи бурава и на пнях показало, что они посажены в 1873—1877 гг. Участок расположен в нижней части южного склона (15—20°) котловины, открытой лишь с востока. Площадь, занимаемая кедром, составляет 0.17 га. Краткая характеристика этой группы деревьев приведена в табл. 2. Тип леса на участке — ельник травяной (коренной тип леса — ельник черничный). Почва малогумусная подзолистая суглинистая дренированная, на валунных ледниковых отложениях, местами уплотнена до обнажения корней. Мощность гумусового горизонта 2—5 см, подзолистого — 15—20 см. Деревья на участке хо-

рошо развиты, имеют прямые стволы средней высотой 20 м и мощные кроны, диаметр которых достигает 9 м. Все кедрь плодоносят. Микроклимат на участке несколько лучше остальной части острова благодаря тому, что от северных ветров он защищен более высоким гребнем гряды и растущим на нем ельником. Своеобразный микроклимат и благоприятные почвенные условия позволяют успешно произрастать на дне котловины таким интродуcentам, как *Tilia cordata* Mill., *Malus pallasiana* Jus., *Amelanchier rotundifolia* Med. Почва под ними улучшена, очевидно при посадке и в результате последующего ухода.

16 деревьев кедрь сибирского того же возраста, произрастают в урочище Савватеево (бывший Савватеевский скит). Посадки представляют собой Г-образную аллею, общее состояние их удовлетворительное. Средняя высота деревьев 14 м, средний диаметр на высоте груди 29 см, средний диаметр проекции кроны 6 м, почва малогумусная скрытоподзолистая легко суглинистая. Скит часто посещается туристами, поэтому почва местами уплотнена.

Ближе всего к пос. Кремль (около 3 км) находится группа из 6 кедров, растущих на территории бывшей Биологической станции. Общее состояние деревьев хорошее, все они плодоносят, средняя высота 15.5 м, возраст 86 лет, средний диаметр на высоте груди 38 см, средний диаметр проекции кроны 6 м. Почва на участке грубогумусная среднеподзолистая супесчаная дренированная, на валунном суглинке, местами уплотнена. Коренной тип леса — ельник-черничник.

В 3 км от пос. Соловки (по дороге на пос. Реболду), в 30-х годах был заложен лесной питомник, в 1935 г. он был свернут. Тогда в посевных отделениях его находились кедрь и лиственница. В результате получились загущенные культуры этих пород. Кедрь представлен двумя участками, 360 и 240 м<sup>2</sup>. Обе группы располагаются близко друг от друга в одинаковых условиях, поэтому в табл. 2 приводится общая характеристика этих участков (урочище Варварка).

Почва на участке типичная для Соловков — малогумусная (гумусовый горизонт 1—1.5 см) сильно подзолистая супесчаная дренированная, из плотной валунной супеси. На глубине от 0.5 м встречается орштейн. Тип леса — ельник-черничник на водораздельном плато. Общее состояние кедрь хорошее. Кроны имеют конусовидную форму, диаметр их достигает 3 м. В настоящее время происходит интенсивная дифференциация деревьев, отстающие в росте и развитии отмирают.

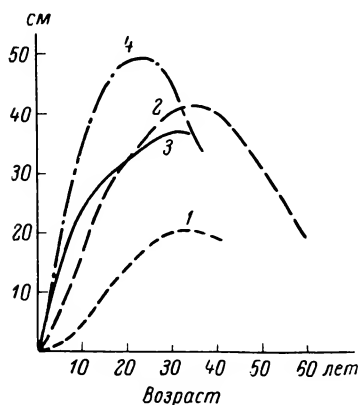
ТАБЛИЦА 2

Краткая таксационная характеристика  
древостоев *Pinus sibirica* на Хуторе Горка  
и в урочище Варварка

Таксационный показатель	Хутор Горка	Варварка
Количество деревьев	35	189
Возраст (лет)	95	35
Средняя высота (м)	19.7	9.9
максимум (м)	23.0	12.7
минимум (м)	15.4	4.0
Средний диаметр ствола на высоте груди (см)	44	9.2
максимум (см)	56	15.6
минимум (см)	33	4.1
Средний диаметр проекции кроны (м)	6.2	1.7
Среднее вертикальное протяжение кроны	17	7.6
Сумма площадей сечений стволов		
на участке (м <sup>2</sup> )	5.3	1.35
на 1 га (м <sup>2</sup> )	30.5	22.5
Полнота	0.60	1.15
Класс бонитета	III	III
Тип условий местопроизрастания	C <sub>2</sub>	C <sub>2</sub>

Для сравнения роста кедр сибирского на Соловецких островах и в других районах европейской части СССР на рис. 3 показано изменение среднего годовичного прироста кедр с возрастом в Кировском лесхозе Мурманской области, на Соловецких островах и на Карельском перешейке (Ленинградская область).

Как видно из рис. 3, средний прирост кедр на Соловецких островах в 2 раза больше, чем в Мурманской области, и лишь на 20% ниже, чем на Карельском перешейке.



Абсолютный максимум годовичного прироста на Соловецких островах достигает 48 см в возрасте деревьев 25—27 лет, на Карельском перешейке—64 см в 23 года, в Мурманской области — 48 см, но в возрасте 37 лет.

В 1970 г. кедр на Соловецких островах обильно плодоносил. В табл. 3 приведены результаты обследования семеношения кедр.

Рис. 3. Изменение среднего годовичного прироста в высоту деревьев *Pinus sibirica*.

1 — в Кировском лесхозе Мурманской обл.; 2 — на Хуторе Горка (Соловецкие острова); 3 — в урочище Варварка (Соловецкие острова); 4 — Карельский перешеек (Ленинградская область).

В лесничестве урожай шишек кедр на Соловецких островах в 1970 г. по сравнению с другими годами был признан хорошим, в 1969 г. он был слабым, а в 1971 г. урожая не было.

Как видно из табл. 3, на участках кедр старшего возраста семеношение наблюдалось на всех деревьях. В урочище Варварка шишки впервые были обнаружены в 1968 г. На всех участках в 1970 г. в среднем было по 2 шишки на побеге (реже по 3), а на 35-летних деревьях в большинстве случаев наблюдалось лишь по одной шишке и очень редко по 2; кедр здесь лишь вступает в период семеношения, поэтому размеры шишек и количество семян в шишке у них значительно меньше, чем у остальных.

Л. Б. Ланина (1963), сообщая о семеношении кедр сибирского в Печоро-Илычском заповеднике (Коми АССР), отмечает, что «количество се-

ТАБЛИЦА 3  
Семеношение *Pinus sibirica* на Соловецких островах

Показатель	Наименование участков		
	Хутор Горка	Биостанция	Варварка
Возраст (лет)	95	86	35
Количество плодоносящих деревьев	36	6	7
Процент плодоносящих деревьев от общего их количества	100	100	4
Количество шишек на участке	637	186	37
То же на одном дереве:			
среднее	25	31	5
максимальное	104	42	21
минимальное	1	17	1
Размеры шишек, мм:			
средние	64×49	65×51	52×41
максимальные	73×35	71×56	55×42
минимальные (неповрежденные)	50×45	54×47	50×40
Количество семян в шишке, шт.:			
среднее	60	66	37
максимальное	74	80	43
минимальное (неповрежденные)	41	52	32

мян в шишках в большинстве случаев прямо пропорционально длине шишек». Эта зависимость наблюдается и на Соловецких островах. Размеры шишек и количество семян в них оказались близкими к указанному Ланиной для кедров в аналогичных типах леса.

Материалы лесоустройства 1969 г. показывают, что на Соловецких островах половина площади лесов представлена еловыми насаждениями, из которых 73% являются ельниками-черничниками. Следовательно участок кедров сибирского, расположенный в урочище Варварка, а также группа кедров в районе Биологической станции произрастают в типичных для Соловецких островов условиях.

Предпринятое нами обследование кедров сибирского, произрастающего на Соловецких островах, показало, что он вполне успешно растет и плодоносит в различных экологических условиях Большого Соловецкого острова; как в молодых, так и во взрослых насаждениях у кедров прямые стволы, хорошо развита и имеет правильную форму крона деревьев, нет никаких признаков заболеваний. В целом внешний вид участков и групп кедров на Соловках производит большее эстетическое впечатление, чем местные древесные породы. Наблюдается процесс его естественного распространения с помощью животных и человека. Учитывая близость климатических условий Соловецких островов и Северной Карелии, по нашему мнению, следует признать, что культура кедров сибирского может быть рекомендована для зеленых зон городов и поселков, а также для защитных полос вдоль шоссе и железных дорог в соответствующих почвенных условиях и на континенте. Высокие декоративные свойства кедров помогут улучшить естественные ландшафты в этих категориях лесов как на Соловецких островах, так и в Карелии.

#### ЛИТЕРАТУРА

Агроклиматический справочник по Карельской АССР. — (1959). — Глаголев А., С. Шорыгин. (1927). Особенности Соловецкого климата. В кн.: Материалы Архангельского общества краеведения, 5. — Крестьянин Л. И. (1973). Рост кедров сибирского на Кольском полуострове. В кн.: Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства. — Ланина Л. Б. (1963). Сибирский кедр в Печоро-Илычском заповеднике. Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедн., X. — Орлов М. М. (1928). Лесоустройство, III. — Орлов Ф. Б., В. П. Тарабрин. (1960). Опыт разведения кедров сибирского в Архангельской области. — Петров М. Ф. (1972). Культура кедров сибирского в Карельской АССР. В кн.: Кедр сибирский на европейском севере. — Справочник по климату СССР (1965), вып. 3, часть II. — Федуров Б. А. (1927). Кедр на Соловецком острове. В кн.: Из работ по прикладной ботанике. Соловецкое общество краеведения. — Яковлев Ф. С., В. С. Воронова. (1959). Типы лесов Карелии и их природное районирование.

Ленинградский  
научно-исследовательский институт  
лесного хозяйства.

Получено 25 I 1975.

## КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 00.6.3 : (012)552.577+551.481.2

**Classification of peat and peatlands. Proceedings of the IPS Symposium in Glasgow, September 1973. Helsinki, 1973 : 1—196. (Классификация торфа и болот, 1973)**

M. S. BOTSCH, E. A. GALKINA. (A REVIEW).

Настоящая статья представляет собой обзор докладов симпозиума по классификации торфов и болот, состоявшегося в Глазго (Шотландия) 17—20 IX 1973. Симпозиум был организован комиссией № 1 Международного торфяного общества (IPS), занимающейся вопросами флоры, растительности и классификации болот и их охраны.

Во вступительном слове председатель комиссии Е. Кивинен (E. Kivinen, Финляндия) подчеркнул закономерность контакта между вопросами классификации болот и торфов: классификация торфов тесно связана с процессами их формирования в пределах болот разных регионов. Отсюда понятен все более развивающийся комплексный (ландшафтный) подход к их изучению. Очень актуальна также проблема охраны болот и выбора для этой цели репрезентативных болотных массивов. Указанные моменты нашли свое отражение в работе симпозиума.

Р. Робертсон (R. Robertson, Институт почвенных исследований, Абердин, Шотландия) — один из организаторов симпозиума, указал, что в его работе приняли участие 60 человек из 11 стран: Англии, ГДР, Израиля, Ирландии, Канады, Норвегии, Польши, СССР, Финляндии, ФРГ, Швеции.

Первое заседание было посвящено принципам классификации болот, второе — классификации болот для сельского и лесного хозяйства, на последнем, третьем, заседании рассматривались вопросы классификации торфов. После симпозиума состоялась двухдневная экскурсия на болота Шотландии.

В докладах Н. Редфорта, Д. Гуда и М. Боч были затронуты общие вопросы классификации болот.

Н. Редфорт (N. Radforth, Университет, г. Нью-Брансуик, Канада) в докладе «Новые аспекты классификации болотных массивов Северной Америки» обосновал необходимость их интегральной классификации на основе учета биотических и абиотических признаков, в основном растительности, топографии, гидрологии. С его точки зрения, эти признаки отражаются в структуре и конфигурации массивов и могут быть положены в основу классификации; руководящее значение он придает гидрологическому фактору. Докладчик выдвинул также идею создания моделей болот на основе аэрофотосъемки («Airform Patterns»). Идеи Н. Редфорта во многом близки к нашим принципам ландшафтной классификации болотных массивов, а установленные генетические связи в пределах классов болотных урочищ — путь к правильному построению моделей (Галкина, 1946, 1959).

Д. Гуд (D. Goode, Институт экологии суши, г. Эдинбург, Шотландия) сделал доклад «Значение физической гидрологии и морфологической классификации болот». Он отметил, что классификация болот по гидроморфологическим признакам разрабатывается давно. При этом учитываются: форма болот, характер их микро- и макро-рельефа, связь последнего с уклонами, а также растительность. По этим признакам болота четко разбиваются на группы, характерные для климатических зон. Докладчик на примере плоских (склоновых) болот Шотландии разобрал существующую связь между макроформами («Grossform») болота и особенностями его микро-рельефа («Klein-form»). Так, с увеличением уклонов уменьшаются площадь и количество озерков и мочажин, т. е. меняется морфология первого порядка («Gross-morphology»); она и является первичным и основным признаком для классификации болот, а микро-рельеф — вторичным, так как зависит от формы поверхности болота и уклонов. В докладе были сделаны ссылки на работы русских болотоведов-гидрологов В. В. Романова и К. Е. Иванова, которые занимались гидрологическими исследованиями болот. Докладчик предложил ввести понятие гидрологического континуума по отношению к болотам, причем в наиболее увлажненном конце его находятся аапа-болота, наиболее сухом — рьямы, а в центре — выпуклые олиготрофные грядово-мочажинные болота. Постепенные изменения в морфологии первого порядка хорошо прослеживаются на болотах при продвижении с севера на юг: северные болота более плоские, мощность их торфяных залежей едва превышает 2 м, южные же сильно выпуклые, с глубокими залежами торфа. Это объясняется различной скоростью отло-

жения торфа и условиями увлажнения, различными в отдельных природных зонах. На основании вышеизложенного, докладчик предложил в основу классификации положить морфологические критерии как наиболее хорошо отражающие зональные природные особенности. Следует отметить, что это положение Гуда справедливо далеко не для всех регионов.

**М. С. Боч** (Ботанический институт АН СССР, Ленинград) в докладе «Принципы классификации болот, применяемые в СССР» сделала краткий обзор существующих в СССР направлений в классификации болот: ботанико-географического, ландшафтного, геоморфологического, морфологического и ботанического. Она подчеркивает, что применение тех или иных классификационных критериев зависит от того, для болот какой зоны они применяются, а также от научной школы, к которой принадлежит автор. Предпочтительно использовать ту классификацию, которая позволяет в данном случае четко дифференцировать болота, опираясь на те их признаки, которые наилучшим образом отражают влияние местных условий. Существование нескольких естественных классификаций одного и того же объекта вполне возможно. Для страны с такой разнообразной природой, как СССР, единая классификация болот, созданная по одному классификационному признаку (в пределах единиц одного ранга), невозможна, и провести генетический ряд от болот Крайнего Севера к югу нельзя. Это мнение противопоставляется взглядам ряда других исследователей, считающих необходимым создание в СССР единой классификации болот. В сообщении Боч приведен большой список русской литературы о классификации болот, предназначенный для знакомства зарубежных ученых с работами советских исследователей в этой области.

Остальные доклады, помещенные в сборнике, можно разделить на три группы: посвященные ландшафтному болотоведению, типологии болот для лесного и сельского хозяйства и классификации торфов.

К ландшафтному направлению относятся следующие доклады:

**Р. Фарнхем** (R. Farnham, Университет штата Миннесота, США) «Критерии классификации болот Северной Миннесоты». Автор иллюстрировал свой доклад семью схемами одного из болотных массивов (очень сложной болотной системы), расположенного на юге лесной зоны США. На первой схеме изображен рельеф поверхности массива, который представлен болотами, относящимися к классам: 1) верховых выпуклых болот (bog), 2) низинных и переходных болот (fen) пологих склонов, расположенных вокруг верховых болот (bog) и по окраинам болотной системы в целом, 3) низинных болот (fen) с грядово-мочажинными комплексами и 4) участков, переходных между болотами 1-го и 2-го классов; на второй схеме дан разрез торфяной залежи одного из выпуклых болот этой системы; на третьей показаны закономерности распределения естественного растительного покрова системы, на четвертой изображена топография и гидрология, на пятой — распределение агрохимических свойств, причем на массиве выделено три типа участков: олиготрофный ( $pH < 4$ ), мезотрофный ( $pH 4.0 - 5.5$ ) и евтрофный ( $pH > 5.5$ ); на шестой схеме изображено распределение мощностей торфа по территории системы, а на седьмой дана классификация торфяной залежи с точки зрения ее структуры и степени разложения. Подобный подход к картированию болотных массивов применяется также и в СССР (Галкина, 1959; Елина, 1971, и др.). Р. Фарнхем делает вывод о возможности использования европейских классификаций болот лесной зоны для американского материка, но подчеркивает, что для районов Флориды, Калифорнии и других подобных территорий эти классификации непригодны.

**Д. А. Р. Андерсон** (J. A. R. Anderson, Эдинбург, Шотландия) в докладе «Об экологии лесных болот Саравака и Брунея» разносторонне рассмотрел развитие торфяных топей на примере о. Борнео. Много внимания в его сообщении уделено климатическим особенностям территории, условиям залегания болот, форме их поверхности, растительному покрову, строению торфяной залежи и химизму торфов. В докладе дано суммарное представление и о флоре болот, систематизированной по жизненным формам слагающих ее растений. Вследствие высокой влажности в районе исследования (годовое количество осадков  $\approx 4000$  мм) средний уровень воды на лесных болотах достигает  $-20$  см, мощность торфа  $9$  м. Торфа древесные, слабо разложенные, кислые ( $pH 3.5 - 4.0$ ). Флора болот насчитывает  $389$  видов цветковых растений и  $32$  вида папоротников. По жизненным формам преобладают деревья и кустарники, из древесных пород господствуют *Gonystylus bancanus*, *Dactylocladus* (высота деревьев  $40 - 45$  м) и *Shorea* (до  $57$  м). Сообщества сменяют друг друга от центра массива к периферии, образуя гидросерию. Возраст болот достигает примерно  $4000$  лет (по  $C_{14}$ ); прирост торфа — до  $30$  см в  $100$  лет. Как нам представляется, эти болота очень интересны с точки зрения генезиса каменного угля.

**К. Томпсон** (K. Thompson, г. Кампала, Уганда) сделала доклад на тему «Экология болот и других торфяных земель в Восточной и Центральной Африке и их классификация для сельского хозяйства». Ее подход к выделению и описанию болот этой территории типично ландшафтный. Интересны два момента в сообщении Томпсон: подчеркивая ее вертикальная зональность типов болот и выявленные причины зависимости изменения их гидрологического режима. Весьма подробно описан растительный покров. Болотные массивы Восточной Африки (Кении, Танзании, Уганды) подразделены на травяные, лесные и кочковато-осоковые. Среди травяных выделены болота с господством *Cyperus papyrus*, или *Miscanthidium violaceum*, или *Phragmites*, или *Cladium mariscus*.

Лесные болотные массивы представлены зарослями пальмы *Phoenix reclinata*. Кочковато-осоковые болота (наиболее кислые по почвам) встречаются на высоте более

2.5 км над ур. м. Здесь господствуют осоки и сфагнумы: *Carex monostachya*, *C. runsgroensis*, *Sphagnum davidii*, *S. ugandense*.

Болотные массивы с торфом и бесторфяные топи, расположенные на низких уровнях, представляют собой наиболее пригодные для сельского хозяйства земли. Они уже издавна экстенсивно использовались под сельскохозяйственные культуры или пастбища, природная растительность здесь выжигалась. В настоящее время значительные территории болот превращены в бесплодные участки с поверхностью, разрушающейся от ветровой эрозии. Только болотные массивы, расположенные в горах, и особенно осочники еще сохранили девственный облик. Анализ состояния болот на огромной территории Восточной Африки, а также установление причин их гибели и связанного с этим изменения гидрологического режима заставили Томпсон выступить против варварского уничтожения природы и указать, какие из болот и по каким причинам требуют охраны. По ее мнению, особенно нуждаются в охране пальмовые и папирусовые болота, которые сохранились только в национальных парках. Статья К. Томпсон не только знакомит нас с закономерностями распределения различных видов торфяных и бесторфяных болот, но также указывает на их ценность для сельского хозяйства и на значение их как характерных элементов географического ландшафта, находящихся в настоящее время на грани исчезновения; это может привести к гибели не только их растительного покрова, но и животного мира.

Доклады Н. Мальмера (Швеция) и А. Моена (Норвегия) посвящены выбору болотных массивов для целей охраны. В основу этого отбора положен ландшафтный принцип. Оба докладчика рассматривают болотные массивы как части крупных экосистем. Они считают необходимым при классификации и выделении для охраны типичных болотных массивов прежде всего учитывать гидроморфологические особенности, растительный покров и вообще все те признаки, которые хорошо устанавливаются по аэрофотоснимкам. Это облегчает картирование болот и обеспечивает хорошую сравнимость выделенных типов болотных массивов, что очень важно для отбора их с целью охраны.

Н. Мальмер (N. Malmer, университет, г. Лунд, Швеция) в докладе «Классификация болот для целей охраны» придерживается установок классификации болот, содержащихся в международном проекте охраны болот «ТЕЛМА». Выделяемые по этому проекту болотные массивы принадлежат к широко распространенным региональным типам болот, которые перечислены ниже.

#### **I. Болотные массивы, в основном питающиеся атмосферными осадками (или водами, близкими к ним по питательности) (Bog mire complexes)**

1. Болота-плащи (Blanket bog complexes),
2. Концентричные верховые (выпуклые) болота (Concentric raised bog complexes),
3. Экцентричные верховые болота (Eccentric bog complexes),
4. Плоские болота (Flat bog complexes).

#### **II. Низинные (Fen mire) болота, находящиеся под воздействием грунтовых вод**

1. Болотные массивы с горизонтальной поверхностью или близкой к ней (Fen mire, Flat mire),
2. Висячие болота (Sloping fens),
3. Ключевые болота (Spring fens),
4. Аапа-болота (Aapa fens),
5. Бугристые болота (Palsa mires).

В докладе приводится также параллельная классификация болот по растительному покрову. Однако неясно, каким образом этот признак используется для картирования и типизации болотных массивов, а именно — используются ли для этой цели доминирующие на массиве группировки или закономерности распределения всех встречающихся на массиве группировок? Основные принципы классификации растительного покрова заключаются в следующем: первое подразделение дается по характеру питания — верховые, низинные. Затем эти крупные группы делятся на лесные и безлесные. Последние подгруппы уже делятся по видовому составу растений ценообразователей на подтипы.

А. Моен (А. Моен, Университет, г. Тронхейм, Норвегия) придерживается тех же принципов, что и Н. Мальмер. Под термином болото (mire) понимается географическая единица, включающая поверхность (растительность) и ниже расположенный торф. Он также пользуется выделенными по проекту «ТЕЛМА» региональными типами болотных массивов с незначительными дополнениями и уточнениями. Моен привел список охраняемых и представленных к охране болотных массивов. Названия массивов даны по их региональному типу; кроме того, указывается их площадь и высота над уровнем моря. Размещение массивов показано на картосхеме. Приведена таблица со схематическим изображением в плане и профиле каждого из выделяемых им региональных типов болот. На профилях показаны форма поверхности, относительная мощность торфяной залежи и схематическое ее строение — в частности выделяются омброгенные и минералогенные слои торфа.

Использованию болот в лесохозяйственных целях посвящены две работы — Л. Хейкурайнена (Финляндия) и Р. Д. Л. Толемана (Шотландия). Оба доклада дают



подробную характеристику лесохозяйственной ценности болот, предназначенных для лесоразведения; большое внимание уделяется и вопросам экономики.

**Л. Хейкурайнен** (L. Heikurainen, Университет, Хельсинки, Финляндия) в докладе «О классификации болот для лесоводства в Финляндии» указал, что в Финляндии продолжают придерживаться основных идей А. Каяндера (1913), однако для целей лесоводства классификация Каяндера упрощена. Теоретической базой для классификации торфяных болот в Финляндии служит концепция континуума и аккумуляции. Различия в растительности болот могут определяться разными причинами — богатством почвы, почвенной влагой, ходом развития болота и климатом. Болота Финляндии подразделяются на две крупные группы: открытые болота (безлесные) и лесные (еловые и сосновые), которые далее разбиты на подгруппы по растительному покрову; учитываются также форма микрорельефа, мощность торфяного пласта и др. Хейкурайнен считает, что для определения целесообразности использования болот под лесоразведение необходимо установить индекс его качества применительно к данной климатической зоне, принадлежность к которой определяется суммой эффективных температур. Кроме того, необходимо учесть стоимость древесины на корню и ее продажную стоимость с учетом затрат на мелиоративные мероприятия. Доклад иллюстрирован таблицами и графиками, показывающими в цифрах степень рентабельности лесоразведения на том или ином типе болот.

**Р. Толеман** (R. D. L. Toleman, Лесная станция, Рослин, Шотландия) сделал сообщение «Классификация болот для лесоиспользования в Британии». По его мнению, такая классификация должна быть основана на агрохимических свойствах торфа, а растительность следует использовать как их индикатор. В Британии для облесения торфяных болот обычно используется серебристая ель (*Sitka spruce*) и красная или черная сосна (*Lodgepole pine*), предъявляющие разные требования к лесорастительным условиям. Ель можно выращивать только на евтрофных и мезотрофных болотах, сосна же может расти и на олиготрофных. Одним из положительных показателей для облесения на мезотрофных и некоторых олиготрофных болотах является присутствие молинии. Р. Толеман выделяет для целей лесоиспользования четыре главные группы болот. а) евтрофную и мезотрофную, болота которой сильно обводнены проточными водами; в) мезотрофную и олиготрофную с плачевидными и западинными болотными массивами и молинией в качестве основного компонента растительного покрова; с) олиготрофную с плачевидными болотами склонов, без молинии; д) олиготрофную с выпуклыми или плоскими болотами, без молинии.

**Г. Окрушко** (H. Okruszko, Институт мелиорации и луговодства, Варшава, Польша) в докладе «Классификация торфяных почв для сельскохозяйственного использования в Польше» сообщил, что к торфяным почвам в Польше относятся такие, у которых мощность торфяного слоя в осушенном состоянии равна 20 см и более, а в неосушенном — 30 см и более. Они занимают в Польше около 5% территории страны. Торфяные почвы классифицируются докладчиком на основе их генезиса. Растительные сообщества определяют качество торфа, а также требования заболоченных земель в отношении осушки. Исследователи в Польше, как и в других странах, в качестве основных критериев для классификации торфяных почв принимают тип почвообразовательного процесса и материнскую породу; эти критерии отражаются на степени разложения торфа, его структуре. Структура торфа особенно важна для определения его физических свойств при использовании в сельскохозяйственных целях. Гумификация является основным признаком структуры, а поэтому важно учитывать первичную гумификацию и вторичную, протекающую уже в осушенном и удобренном болоте. Торфяные почвы разделяются на два типа по степени разложения торфа — сфагновые торфяные (*bog-peat soils*) и иловатые (*muck-peat*). В свою очередь сфагновые торфяные почвы разделяются по степени разложения на три группы: волокнистые (степень разложения до 30%); средние (разложение 30—60%) и разложенные (разложение свыше 60%). Разделение иловатых торфяных почв основывается на их водопропускной способности и на мощности образующего ими слоя. Выделяются также три подтипа; слабоиловатый (в торфе различаются отдельные волокна), мощность слоя свыше 20 см; среднеиловатый — граница перехода в торфяной слой ясная, мощность иловатого слоя 25—35 см; сильноиловатый, мощность его свыше 30 см. Между иловатой и торфяной частью имеется переходный горизонт, отличающийся комковатой структурой.

Изучение строения торфяной залежи проводится до глубины 130 см, что соответствует глубине осушительной системы. В докладе приведены три таблицы, две из них с цифровыми показателями, и три схемы, иллюстрирующие принцип классификации торфяных почв.

Пять других докладов на симпозиуме были посвящены принципам классификации торфов и один — принципам классификации сапропелей.

**А. Палчиньский** (A. Pałczyński, Сельскохозяйственный институт, Вроцлав, Польша) сделал замечания в отношении проекта классификации торфа, разработанного по предложению комиссий I и V IPS. Признавая перспективность классификации торфов на генетической основе, он подчеркивает, что слабым местом этого подхода является неравноценность торфообразующего значения ряда растений-ценозообразователей, вызываемая неодинаковым сопротивлением их тканей процессам распада, различной широтой экологической амплитуды растений, сказывающейся на колебании химического состава слагаемых ими торфов, и пр. Палчиньский предлагает организовать обсуждение классификации ценозов-торфообразователей, а также экологических условий их существования, унифицировать классификацию торфов и торфяников на основе единой классификации торфообразующих растительных сообществ.

**И. Ф. Ларгин** (Политехнический институт, г. Калинин, СССР) в докладе «Классификация торфов на генетической основе» изложил хорошо знакомую советским читателям генетическую классификацию торфов, предложенную Московским торфяным институтом, разработанную под руководством С. Н. Тюремнова. В настоящее время она значительно детализирована и дополнена, однако в ней отсутствуют указания на значение выделенных видов торфа в формировании торфяников разного генезиса и в разных условиях географической среды.

**В. Пуустярви** (V. Puustjärvi, Торфяной институт, г. Хириля, Финляндия) сделал два сообщения, дополняющие друг друга. В докладе «Связь между типом болота и свойствами торфа» он предложил классифицировать торфа на основе типов болот. При этом он оговаривается, что такой подход в настоящее время может быть справедливым только в отношении поверхностных слоев торфа. Ведущим фактором в формировании болота является вода; на основании степени влажности условий местобитания цветковых растений и мхов он выделил руководящие виды растений и виды торфообразователей для мокрых и более сухих болотных местообитаний, которые в процессе развития болотного массива сменяют друг друга.

Во втором сообщении «Классификация торфа» в качестве основного тезиса Пуустярви выдвигает положение, что торф, будучи органической почвой, состоящей из остатков болотных растений, тесно связан с типом болот, где он откладывается. В предлагаемой им классификации докладчик выдвигает положение о том, что наиболее важные свойства торфа должны определяться его классом и типом. Для сельского и лесного хозяйства такими свойствами являются «механический состав» (структура) и питательность. Структура торфа может быть определена через его объемный вес, а питательность через обменную кислотность. Наиболее просто выяснить эти показатели можно через степень разложения торфа, хорошо устанавливаемую глазомерно. Степень разложения определяется по окраске торфа (светлой, темной) и по торфяному гумусу (применительно к упрощенной схеме Поста). Для облегчения классификации торфов по видам растений он предлагает различать группы видов: мхи (сфагновые и гипновые), осоки и другие растения со сходными свойствами, древесные растения (деревья, кустарники и кустарнички). Далее он указывает, как следует упростить схему Поста и каким образом использовать процентное соотношение тех или иных растительных остатков при определении типа торфа. В докладе приведен пример классификации торфов, начиная от класса (выделяемого по цвету торфа), к типу (по ведущей группе растений-торфообразователей) и подтипу (по родовой принадлежности торфообразователя). В качестве примера дана подробная классификация мохового торфа. Для каждого типа и подтипа указываются объемный вес, обменная кислотность и пр. В пяти таблицах содержатся показатели по рассмотренным свойствам торфа.

**Г. Шнееклот и З. Шнейдер** (H. Schneekloth, S. Schneider, Торфяной институт, г. Ганновер, ФРГ) в докладе «Предложение о классификации торфа и болот» сообщили о классификации, в основу которой ими положены ботанические признаки; однако в первых двух подразделениях (классы и подклассы) названия даны по трофности среды (классы топотельмитные, т. е. низинные, и омбротельмитные, т. е. верховые торфа), а подклассов — по характеру растительных остатков: топяные, моховые и лесные торфа. Типы торфов выделены по ботаническим признакам (например, сфагновый торф, пушицевый торф), варианты типов — по преобладающему виду растения (фускум-торф, *Sagex limosa*-торф и т. п.). При характеристике типов торфа приведены упрощенные показатели степени разложения; их выделяется четыре и дается сравнение с таковыми Л. Поста. Авторы считают, что информация должна сопровождаться также и данными по зольности, для чего также установлено четыре градации. В заключение они обсуждают классификацию болотных массивов, в пределах которых идет (пожалуй, правильнее сказать, шел) процесс торфообразования. Ими приведены две интересные таблицы. Первая содержит схему классификации торфов и состоит из пяти граф, содержащих названия секций, классов, подклассов, типов торфа и вариантов типов. Вторая таблица посвящена классификации болот-болотных массивов. Согласно авторам, дифференциация ее подразделений основана на генетическом принципе. Так, первым — основным подразделением (с их точки зрения, генетическим) является разделение на две группы — топотенную и омбротенную; по стратиграфии — выделяются сильно и слабо гумифицированные массивы с поверхностью, покрытой или не покрытой песком или глиной и с указанием, в торфе или в минеральном грунте распределены корни растений. Третье подразделение — по геоморфологии: долинные, склоновые, плащевидные и маршеобразные болота; четвертое — по химизму, выделяются богатые или бедные известью, железом и золой болота. Сведения, приведенные в этих четырех подразделах, авторы считают нормально постоянными характеристиками. В пятом разделе схемы указывается форма поверхности — выпуклая, плоская, вогнутая, плащевидная; в шестом — мощность торфа (мелкая, средняя, мощная); в седьмом — степень сухости — зыбкие, скорей зыбкие, скорей плотные, плотные; в восьмом — гидрология — очень мокрые, мокрые, сухие (указывается также были или не были эти массивы осушены); разделы 9 и 10 касаются формы использования и состава растительных остатков.

Таблица интересна, но для территорий с широким распространением разнообразных и во многих случаях девственных болот она требует существенных дополнений. Из данных доклада видно, что все более назревает необходимость объединить классификацию торфов с типами болотных массивов, их порождающих.

**П. Муур** (Р. D. Moore, Кинг-Колледж, Лондон, Англия) сделал сообщение «Объективная классификация торфов на основании макроостатков растений». Докладчик считает, что разные приемы генетической классификации, применяемые сейчас, недостаточно объективны и даже могут искажать действительность. Он предлагает использование статистических методов по вычислительной программе DIVINF. При этом подходе могут быть намечены группы растительных остатков (принадлежность к ним легко устанавливается при работе с бинокулярной лупой). Учитывается как присутствие, так и отсутствие той или иной группы видов в образцах торфа, взятых на двух взаимно перекрещивающихся разрезах через торфяник. Действенность этого метода автором была предварительно испытана при классификации современной растительности болот. В качестве индикаторных видов были взяты: *Calluna vulgaris*, сфагнумы подродов *Inophloea* (за исключением *S. imbricatum*) и *Litophloea*, *Narthecium ossifragum*, *Eriophorum angustifolium*, *Betula*, *Phragmites*. Согласно указанию автора доклада и приложенным схемам (довольно трудно читаемым), распределение растительных остатков этих групп по профилям было вполне закономерным и совпало с данными стратиграфических исследований, проведенных ранее на этом болоте. Группы с присутствием вереска и сфагнов оказались приуроченными к торфяной залежи болотного купола (заметьте, что куполообразная часть приурочена к подъему рельефа дна торфяника); группы с остатками березы — к склону, а с остатками тростника — к придонным слоям торфяника и к его краевой части — лаггу. Нам, болотоведам континента, жаль, что столь интересный эксперимент был поставлен на очень своеобразном болотном массиве, развитом в эстуарии и подверженном действию морских приливов, а также морской водной пыли. Вероятно этим можно объяснить присутствие *Narthecium* и *Eriophorum angustifolium* (с нашей точки зрения, видов мезо-евтрофных) в олиготрофной части массива. Было бы весьма желательно провести такое же исследование у нас на одном из распространенных типов болотных массивов, хорошо изученном с точки зрения его растительного покрова и строения торфяной залежи.

В докладе **В. Шмидта, А. Шольца** (W. Schmidt, A. Scholz, Университет Гумбольдта, Берлин, ГДР) «Предложения о классификации сапропелей на основании критериев Аттенберга» показано преимущество подразделения сапропелей на основании их пластичности и влажности.

Содержание докладов симпозиума, приведенных в сборнике, изданном в Хельсинки, показало, что в различных странах проявляется большой интерес к классификации болотных массивов и торфа. Хотя направления этих классификаций часто различны и они построены на примере болот самых разнообразных регионов, но все они объединены общей идеей — поиском комплекса критериев для наиболее успешного решения рассматриваемого вопроса.

М. С. Боч, Е. А. Галкина.

Получено 9 IX 1974.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград

и  
Географическое общество СССР  
Ленинград.

УДК 019.941 : 581.526.45 (574.5)

«Луга Южного Казахстана». Изд. «Наука», Алма-Ата, 1974 : 1—176

Е. Р. МАТВЕЕВА. (A REVIEW). MEADOWS OF SOUTHERN KAZAKHSTAN. 1974.

Рассматриваемый сборник посвящен геоботанической и кормовой характеристике травянистых сообществ Южного Казахстана; в основу публикаций положены результаты стационарных геоботанических исследований в низовьях р. Чу.

Восемь глав сборника написаны разными авторами по определенным вопросам, которые мы ниже обсудим. Но первое, на что нам хочется обратить внимание читателя, это то, что главным объектом исследования и публикаций в рассматриваемой книге были заросли тростника *Phragmites communis* Trin. Однако эти заросли отнюдь не являются луговыми мезофитными сообществами; будучи формацией гидрофитов, о чем совершенно правильно пишут сами авторы статьи в этой же книге, Л. Ф. Демидовская и В. Ю. Аверина, изучавшие транспирацию растений. Поэтому и название сборника «Луга Южного Казахстана» не соответствует сущности главного изучавшегося объекта.

«Введение» (стр. 3—5) посвящено задачам и главным итогам исследований, названы их участники и руководитель.

Глава 1 (стр. 6—22) написана Г. Д. Герасименко («Климат и метеорологическая характеристика») и Э. И. Харламовой («Гидрология»). Характеризуются температура, влажность воздуха, ее дефицит, атмосферные осадки, ветер,  $t^{\circ}$  почвы, солнечная радиация, снежный покров, особенности метеорологических режимов в годы исследова-

ний. Детально освещен гидрологический режим в долине р. Чу, определяющий рост, развитие и продуктивность растительных сообществ.

Глава 2 (стр. 23—71) «Динамика растительного покрова» (О. М. Демина) посвящена особенностям разлива р. Чу на разных ее отрезках и особенно на верхних участках фурмановских разливов, где характерны вынос солей из почв и формирование гликофитной растительности. На большей же части этих разливов выявлены ксерофитные и галофитные смены растительного покрова. Этим сменам способствуют деятельность человека, забирающего воду разливов на орошение сельскохозяйственных культур, сенокосов и пастбищ. Детально освещены вопросы динамики и смен растительности на почвах разного механического состава. Автор подчеркивает, что наиболее детально изучены смены луговой растительности, а между тем речь идет преимущественно о гидрофитных сообществах тростника, не являющегося луговым растением. На границе своего экологического ареала он иногда формирует мезогидрофитные сообщества, но для долины р. Чу автором описываются типично гидрофитные сообщества этого растения.

Глава 3 (стр. 74—106) «Структура и динамика урожая лугов» написана Э. А. Харламовой. Хозяйственный урожай тростниковых зарослей давно интересует ботаников и работников сельского хозяйства. В 1971 г. появилась сводная по СССР статья З. Г. Ганецкой; данные об урожае тростниковых сообществ в долине р. Чу были опубликованы О. М. Деминой (1971). Но в рассматриваемой главе содержатся более глубокие и детальные сведения о зависимости урожая от длительности паводков и соответствующего формирования структуры сообществ.

В статье приводятся сведения о высоте стеблей тростника (до 600 см), их толщине, длине и ширине листьев и урожае сена в разных местообитаниях. Убедительно показана гидрофильная сущность тростника, оптимум развития которого соответствует длительно затопляемым участкам долины. По мере сокращения длительности паводка его заросли снижают высоту, растения становятся более мелкими и тонкими, под их пологом формируется ярус разнотравья.

С дальнейшим уменьшением паводка доминирующая роль в сообществе переходит к *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, а затем к *Elytrigia repens* (L.) Nevski и *Hordeum bogdanii* Wilensky, растениям уже лугового типа. Соответственно падает и продуктивность сообщества.

Глава 4 (стр. 107—122) «Биологическая продуктивность луговых сообществ» составлена Л. Х. Янгальчевой. Этот небольшой раздел книги несет оригинальную информацию. До настоящего времени публиковались сведения только о хозяйственном урожае тростниковых сообществ, так как определение биологической продуктивности надземной и подземной массы гидрофита крайне затруднительно. Нам известна одна работа Л. И. Красовского (1962) о биомассе подземных побегов тростника в озерах Барабы. Но она не охватывает всей биологической продуктивности тростника в разных условиях затопления, как это сделала Л. Х. Янгальчева. Стало известно, что тростниковые заросли могут продуцировать в оптимальных условиях 779.97 ц/га сухой массы при соотношении надземной и подземной массы 1 : 2. При кратковременном затоплении биологическая продуктивность в 1.5 раза меньше и соотношение надземных и подземных органов изменяется на 1 : 3. Биологическая продуктивность ячменников в 3 раза ниже тростниковых (258 ц/га) при соотношении надземных органов к подземным 1 : 4.3. Материалы рассмотренной главы приобретают особую ценность в связи с подведением итогов исследований по Международной биологической программе.

Глава 5 (стр. 123—138) «Транспирация и расход воды растительными сообществами» написана Л. Ф. Демидовской и В. Ю. Авериной. Исследования авторов убедительно показали гидрофильный характер жизнедеятельности тростника, не имеющего ничего общего с таким мезофильных луговых растений и сообществ.

Глава 6 (стр. 139—158) «Химизм и питательность луговых растений» составлена О. М. Деминой, Е. Д. Корзуновой и Е. И. Харламовой. Проведенные детальные исследования разных органов тростника в процессе его развития показали, что существующее мнение о его низких кормовых качествах не вполне соответствует действительности. Листья тростника сохраняют содержание протеина до колошения на уровне 13%. В стеблях же его количество падает до 2—3% еще до колошения. Верхние части стеблей и более тонкие стебли содержат клетчатки меньше, а протеина больше, чем нижние и толстые. Разнотравно-тростниково-вейниковое сено по питательности близко к тростниковому; значительно лучше пырейное и ячменевое. Отличные кормовые достоинства выявлены у *Medicago lupulina* L., что, впрочем, было известно и раньше.

Вывод на стр. 158 о том, что в пырейном сене в период сенокосения (без указания фазы развития) протеина на 2—4% меньше, а клетчатки на 1—4% больше, чем у тростника (без указания фазы развития и органов растения) противоречит фактическим показателям таблиц. В одинаковые фазы развития пырейное сено по качеству выше тростникового.

Глава 7 (стр. 159—169) «Хозяйственная оценка основных типов сенокосных угодий. Рекомендации по рациональному использованию лугов» написаны О. М. Деминой. Исследования сенокосных угодий долины р. Чу, планомерно и разносторонне поставленные автором, позволили, решая научные вопросы, отработать и ряд хозяйственных рекомендаций, которые помогут сохранить высокую продуктивность растительного покрова и собирать грубые корма именно в те периоды их развития, когда они обладают наиболее высокими кормовыми достоинствами.

Книга в целом представляет определенный научный и прикладной интерес.

## ЛИТЕРАТУРА

Ганецкая З. Г. (1971). Продуктивность тростниковых зарослей внутренних водоемов СССР. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. — Демина О. М. (1971). Хозяйственное значение тростниковых лугов низовьев реки Чу. Изв. АН КазССР, 1. — Красовский Л. И. (1962). О биомассе подземных побегов тростника в озерах Барабы. Бот. ж., 47, 5. — Луга Южного Казахстана. (1974).

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Получено 15 XI 1974.

УДК 019.941 : 581.5 : 577.1 : 591.5

**Р. И. Злотин, К. С. Ходашева. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем.** Отв. ред. А. Н. Формозов и Д. В. Панфилов. Изд. «Наука», М., 1974 : 198, тираж 1200

A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA.  
R. I. ZLOTIN, K. S. KHODASHEVA. THE ROLE OF ANIMALS  
IN THE BIOLOGICAL TURNOVER IN ECOSYSTEMS. 1974

Эта книга должна привлечь внимание ботаников, занимающихся стационарными комплексными исследованиями, так как в ней дается анализ деятельности гетеротрофов в разных биогеоценозах и на разных трофических уровнях. Авторы ее — зоологи, сотрудники Института географии АН СССР (ИГАН) проводили исследования в Центрально-Черноземном заповеднике на Курском стационаре ИГАН. В качестве объектов исследования были взяты: 1) листогрызущие насекомые (дубовая листовертка); 2) травоядные животные: а) потребители однолетних частей растений (обыкновенная полевка); б) потребители многолетних надземных органов растений (лось, косуля, заяц); 3) корнееды-землерои (слепыш); 4) сапрофаги, влияющие на разложение опада (беспозвоночные и микроорганизмы). Изучение воздействия этих групп животных в различных экосистемах лесостепи (дубравы и луговые степи) проводилось в двух планах: а) изучалось непосредственное влияние их деятельности в процессе питания на растительный покров; б) изучалось влияние этих воздействий на факторы среды. Выяснилось, что при этом меняется микроклимат местообитаний (радиационный баланс, температурный, гидрологический и газовый режимы приземных слоев воздуха, водный и питательный режимы почвы).

При воздействии листогрызун, поедающих листья дуба, снижается общая продуктивность ливной, наблюдается ее вторичное появление из запасных почек, рост и развитие которых идет по-иному; меняется сезонная динамика листового индекса; задерживается прирост молодых годичных побегов (ауксислабов по терминологии авторов, — А. С.), ветвей, стволовой древесины; снижается продукция корней, плодов и семян; изменяются все параметры в приросте подлеска и травяного покрова. Влияние полевок на травостой луговой степи сказывается на его видовом составе и структуре (проектное покрытие, общая продуктивность, запасы зеленой массы, листовая поверхность, запас и прирост корней, транспирация растений и их влажность, отрастание отавы, семенная продуктивность, появление всходов и т. д.). Крупные травоядные, потребители веточных кормов, оказывают наибольшее воздействие на подлесок и кустарниковый ярус, объедая молодые побеги, ветки и обгладывая кору. Корнееды-землерои влияют главным образом благодаря своей роющей деятельности на содержание гумуса, его фракционный состав, содержание  $\text{CO}_2$  в почвенном воздухе и на химический состав почвы. Специально поставленные опыты по изучению деятельности сапрофагов имели цель выяснить роль их отдельных групп и значение абиотических факторов в разложении растительных остатков. Все полевые исследования велись маршрутным и стационарным методом на фиксированных опытных площадках и профилях с постановкой различных экспериментов. Все материалы были обработаны статистическим методом; в работе имеется 94 таблицы и 24 рисунка.

Этот весьма краткий перечень задач и вопросов, изученных Р. И. Злотиным и К. С. Ходашевой, показывает, какую огромную, интересную и комплексную работу они провели с помощью только одного сотрудника и студентов-практикантов. И недаром их первые, весьма лаконичные публикации обратили на себя внимание ботаников (см. рецензию Е. М. Лавренко, 1970, «Ботанический журнал», т. 56, № 8). Однако, видимо, эта обширность тематики, отсутствие участия в работе других специалистов и недостаточная комплексированность привели к тому, что в рецензируемой сводке имеется ряд недочетов, снижающих ее научную ценность.

1) В работе отсутствуют латинские названия животных. Из всех упомянутых животных латинские названия даны только для дубовой листовертки — *Tortrix viridana* L., двух видов хрущей (стр. 19) и нескольких видов дождевых червей (стр. 173—174). Для всех остальных приводятся только русские названия. По-латыни для беспозвоночных (стр. 12) однажды даны названия семейства, а затем в тексте и в таблицах упоминаются лишь такие обширные группы: дождевые черви, нематоды, диплоподы, энхитреиды, коллемболы, панцирные клещи, прочие клещи, жуки, личинки мух и многоножки. Численность их дана в усредненных показателях живого веса в г/м<sup>2</sup>; других сведений о видовом составе, численности и экологии беспозвоночных в работе нет.

Отсутствуют в сводке и латинские названия растений, хотя они также являются объектами исследований авторов, которые неоднократно упоминают, что разбор укусов производился по видам, что полевка и слепыш питаются определенными видами, что разные виды после погрызов отрастают по-разному и т. д. Из древесных растений только *Quercus robur* L. удостоился чести называться по-латыни. Все остальные деревья и кустарники названы по-русски, даже без упоминания (за исключением бересклетов) видового названия. Особенно это поразительно по отношению к травянистым растениям полидоминантных луговых степей! Только несколько представителей семейства бобовых (стр. 17), мох — *Thuidium abietinum*, и в конце книги ковыли, два-три корневищных злака и столько же двудольных (стр. 159) названы по-латыни. При описании растительности опытных участков и профилей, а также специально поставленных опытов и при всех учетах повреждений растений, их названия даны по-русски. Причем называется только род растения. Отсутствие видовых названий животных и растений, т. е. их точных определений, весьма значительно снижает научную ценность исследований, направленных на изучение очень тонких трофических и экологических связей между всеми живыми организмами экосистем. Это тем более непонятно, поскольку в самом Заповеднике имеется прекрасный гербарий, а хорошие специалисты-ботаники могли бы всегда прийти на помощь в определении растений; сотрудник Курского стационара ИГАН — геоботаник В. Д. Утехин отлично знает флору всей территории. Надо также упомянуть, что для территории заповедника имеется ряд работ и сводок крупных зоологов: К. В. Арнольди, Г. Я. Бей-Биенко, М. С. Гилярова, Ю. Б. Бызовой, Д. А. Кривошукского, Г. Ф. Курчевой, в которых даны подробные перечни видов беспозвоночных, встречающихся во всех экотопах заповедника.

2) Много неясного оказывается и в описании методики исследований и в интерпретации полученных результатов. При рассмотрении работы не остается четкого представления, какие исследования проводили сами авторы, а какие получены ими путем расчетов и сопоставлений. Последнее касается всех химических анализов и балансовых расчетов. Только один раз указано в табл. 76, что химические анализы почвенных образцов проводились в лаборатории Центрального музея почвоведения им. В. В. Докучаева под руководством В. В. Пономарева. В других же случаях данные по балансу азота и зольных элементов, видимо, получены расчетным путем. Иногда авторы упоминают об этом (табл. 33), иногда нет (табл. 34, 35). Особенно много неясного в изучении водного режима почв и выпадения росы. Несколько раз упомянуто о значении росы и сказано о специально поставленных экспериментах по ее учету, но нигде нет конкретных опытных данных. Во всех таблицах приводятся лишь усредненные величины, часто без точных указаний дат взятия образцов и проведения наблюдений (таблицы 15, 21, 30, 36, 38, 39, 42, 45, 46, 52, 53, 54, 72, 73, 86 и рисунки 8, 9, 10, 11, 12, 13, 22 и др.). Не приведено ни одного полного описания почвенных разрезов или точного описания растительности пробных площадей и опытных площадок или других фактических данных. Можно сомневаться также в правильной повторности при взятии образцов (особенно для изучения опада в лесу или монолитов для изучения корней: 10×10 см при взятии монолитов, 50×50 см и 25×25 см при изучении опада) и т. д.

Совершенно неясно, как изучался водный режим растений (транспирация и содержание в растениях воды); показатели даются не для отдельных видов, а для таких групп, как злаки и осоки (вместе), разнотравье, бобовые. Для расчетов же транспирационного расхода привлекаются данные Т. К. Гордеевой (1952) по Джаныбеку и И. Н. Бейдеман, З. Г. Беспаловой и А. Т. Рахманиной (1962) для Кура-Араксинской низменности. В то же время статьи Н. И. Никольской (1963, 1969), специально посвященные транспирации растений Стрелецкой степи, даже не значатся в списке литературы. Подобных примеров можно было бы привести немало.

Особенно много неясного в разделе, посвященном деятельности сапрофагов. Авторы поставили очень интересные исследования по изучению влияния на разложение надземных растительных остатков различных групп животных: микроорганизмов и представителей микро- и мезофауны и по влиянию абиогенных воздействий. Эти опыты были проведены по уточненной методике, но, видимо, не всегда в достаточной (в 4- или 3-кратной) повторности. Наблюдения над разложением проводились только в течение теплого периода и обрывались осенью. При этом слабо были проанализированы все трофические связи между животными и растительными остатками, не учтено влияние грибов и водорослей на интенсивность разложения опада; не учитывался возраст опада и т. д. А между тем, после детальных исследований Г. Ф. Курчевой (1965, 1970, 1971) по роли почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков, также проведенных в Центральном-Черноземном заповеднике, подобные работы должны были быть поставлены и проведены особенно тщательно, тем более что авторы, ставя эксперименты, имели в виду именно расширение этих исследований.

Однако полное отсутствие данных о видовом составе изучаемых объектов и здесь снизило ценность полученных выводов.

Следует также отметить очень слабое сопоставление авторами своих материалов с опубликованными данными других исследователей. Особенно это касается работ по влиянию животных на растительный покров, в которых многие затронутые в данной сводке проблемы ставились раньше (Лавренко, 1952; Лавренко и Юнатов, 1952; Гилларов, 1954; Горшкова, 1954; Проханов, 1965, и др.); нет должной связи с известными сводками по разложению растительного опада, опубликованными В. Я. Частухиным и М. А. Николаевской, и, наконец, с работами сотрудников Курского стационара ИГАН, занимающихся непосредственно микроклиматическими исследованиями в разных растительных сообществах (Л. М. Ананьева, Ю. Л. Раунер), описанием растительного покрова и изучением его динамики (В. Д. Утехин) и другими. Своевременное привлечение этих специалистов к исследованиям, предпринятым авторами книги, было бы очень полезным.

Все сказанное выше, к сожалению, говорит о том, что монография Р. И. Злотина и К. С. Ходашовой производит впечатление недоработанной и недостаточно отредактированной; за последнее, видимо, ответственна московская редакция по биологическим наукам издательства «Наука».

*А. М. Семенова-Тян-Шанская.*

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Получено 16 XII 1974.

## ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9

## ПАМЯТИ ЮРИЯ НИКОЛАЕВИЧА ВОРОНОВА

(к 100-летию со дня рождения)

E. G. BOBROV. IN MEMORIAM G. N. WORONOW (TO THE 100-TH BIRTH ANNIVERSARY)

Юрий Николаевич Воронов, выдающийся исследователь флоры Кавказа, родился 1 (13 н. с.) июня 1874 г. в Тифлисе. Среднее образование он получил в кутаисской гимназии, которую окончил в 1894 г. с золотой медалью. В том же году он стал серьезно заниматься гербаризацией растений в Абхазии, в районе родной ему Цебельды, где провел детские и юношеские годы в имении родителей.

В 1894 г. Ю. Н. поступил в Новороссийский университет (в Одессе), предполагая специализироваться по зоологии. Через два года он был зачислен в Петровскую сельскохозяйственную академию в Москве и вскоре перевелся в Московский университет, однако в январе 1897 г. уехал во Францию, где полтора года учился в сельскохозяйственной школе в Монпелье и посещал университетские лекции. Потом в течение года он проходил практику по виноделию во Франции и Австрии. В 1898 г. Ю. Н. побывал в Италии и в Германии, а вернувшись в Абхазию поступил на работу садовником в частное имение, приняв в то же время самое деятельное участие в создании Сухумского общества сельского хозяйства. В 1899 г. он поступил в Лесной институт в Петербурге, который должен был через полтора года оставить из-за участия в студенческих волнениях. Осенью 1901 г. Ю. Н. был зачислен в Петербургский университет, опять участвовал в студенческом движении и должен был оставить университет после выговора с последним предупреждением. Ю. Н. так и не закончил высшую школу. Это, однако, не помешало ему достигнуть высокой образованности; кроме того, Ю. Н. достаточно хорошо знал некоторые европейские языки.

В те же годы в Петербурге Ю. Н. познакомился с видными учеными-ботаниками — И. П. Бородиным, В. И. Липским и В. Л. Комаровым, которые обратили внимание на молодого кавказского ботаника, пытались помочь ему и в определенной степени направили его работу. В связи с проявленным им интересом к растениям Кавказа Ю. Н. бывал в Ботаническом музее Академии наук и в Ботаническом саду, где осенью 1902 г. даже был зачислен на короткое время на службу. Эпизодом в жизни и деятельности Ю. Н. была исследовательская поездка в 1903 г. по поручению Географического общества в Саяны и в северо-западную Монголию. С осени 1903 г. Ю. Н. два года работал на Сухумской опытной станции с известным ботаником В. В. Марковичем. В то же время Ю. Н. продолжал в Абхазии флористические исследования, в связи с чем зиму 1905/06 г. он провел в Петербурге, обрабатывая свои сборы в Ботаническом музее Академии наук.

В 1906 г. начался тифлисский период жизни Ю. Н., продолжавшийся до конца 1924 г. По рекомендации Н. И. Кузнецова Ю. Н. начал работать в должности консерватора в гербарии Тифлиского ботанического сада. Продолжая исследовательскую работу, Ю. Н. в 1914—1918 гг. занимал должность заведующего Ботаническим отделом Кавказского музея и в 1918—1921 гг. был его директором. Работая после революции опять в Тифлисском ботаническом саду заведующим отделом кавказских растений, Ю. Н. читал курс лекций по фитопатологии и микологии на сельскохозяйственном факультете Тифлиского политехнического института, в связи с чем получил звание профессора. Он не был в микологии новичком; еще в 1909 г. Ю. Н. был назначен на должность миколога при Филоксерном комитете, в связи с чем работал в 1909 г. в Петербурге у А. А. Ячевского и В. А. Траншея.

В 1924 г. Ю. Н. был приглашен заведовать опытными полями Резинотреста близ Батума и занял должность ученого специалиста в Институте прикладной ботаники и новых культур. С переездом в Ленинград в 1925 г. Ю. Н. начал работу в этом институте и в Главном ботаническом саду (ныне Ботанический институт АН СССР). Ю. Н. скончался в Ленинграде 10 декабря 1931 г.

Здесь уместно вспомнить о семье Ю. Н. Отец Юрия Николаевича — Николай Ильич Воронов, бывший гимназический учитель, а потом видный общественный дея-



тель конца прошлого века, много сделавший для Закавказья, в 60-х годах был связан с передовыми общественными кругами. По их поручению, Н. И. побывал за рубежом для связи с лондонским центром Герцена и Огарева. Вскоре после возвращения Н. И. был арестован, доставлен в Петербург и заключен в Петропавловскую крепость, где пробыл полтора года, после чего был выслан на Кавказ под гласный надзор полиции. В 70-х годах Н. И. занялся издательской и научно-общественной деятельностью в качестве редактора-издателя газеты «Кавказ» и председателя Отделения Императорского географического общества в Тифлисе.

Две из трех сестер Ю. Н. в первые годы нашего века были петербургскими студентками. В связи со студенческими волнениями 1901—1902 гг. Ю. Н. должен был оставить университет. Вера Николаевна была арестована и выслана на Кавказ, а Людмила Николаевна, слушательница курсов Лесгафта, юная большевичка, продолжала в Петербурге подпольную организационную и пропагандистскую работу. По совету Е. Д. Стасовой, Л. Н. Воронова в 1903—1904 гг. работала канцеляристом в Ботаническом музее Академии наук, где была создана одна из партийных явок. В эти же годы в Ботаническом музее бывал и Ю. Н., занимаясь изучением кавказских растений, а в 1902 г. в изданиях Музея была опубликована его первая научная заметка.

Многое о членах семьи Вороновых и о последующем участии их, а особенно Людмилы Николаевны, в подпольной революционной работе можно узнать из интереснейшего очерка проф. И. П. Лейберова «Цебельдинская находка» («Наука и жизнь», 1973 г., № 11: 26—31).

С самого начала научной деятельности Ю. Н. определились ее основные направления. Это было изучение флоры Кавказа, особенно западного Закавказья, и выяснение возможностей акклиматизации иноземных растений на Черноморском побережье. Вопросы акклиматизации здесь ставились в то время довольно широко и были тесно связаны с деятельностью Сухумского общества сельского хозяйства. Шесть очерков на эти темы были опубликованы Ю. Н. в «Вестнике» Общества в 1904—1905 гг.

Результаты флористических работ Ю. Н. публиковал в «Трудах Ботанического сада Юрьевского университета». В Юрьеве (Тарту) в те годы сложился наиболее энергично действующий центр по изучению флоры и растительности Кавказа, руководимый Н. И. Кузнецовым. С этим научным центром были связаны по работе как местные, так и иногородние молодые ботаники, в том числе и Ю. Н.; в Юрьеве он напечатал несколько заметок об отдельных видах флоры Кавказа и несколько флористических очерков по разным районам Западного Кавказа как отчеты о своих полевых исследованиях.

В это время Ю. Н. проявил широкие интересы в области систематики, опубликовав небольшие обзоры по отдельным кавказским родам зонтичных.

Очень большое значение для изучения растений Кавказа имела публикация в 1907—1911 гг. «Определителя растений Кавказа и Крыма», написанного Ю. Н. в соавторстве с А. В. Фоминым. Деловая связь с юрьевским исследовательским центром усиливалась, и Ю. Н. стал участником возглавляемой Н. И. Кузнецовым коллективной работы «Материалы для флоры Кавказа» («*Flora caucasica critica*»). Для этого издания Ю. Н. написал обзоры кавказских видов из сем. *Geraniaceae*, *Guttiferae*, *Elatinaceae*, *Frankeniaceae* (1908—1912 гг.).

Следует особо отметить интерес Ю. Н. к изданию гербариев и очень большую его работу, с этим связанную. В «Списке растений Гербария Русской Флоры», издававшимся Ботаническим музеем Академии наук, Ю. Н. поместил 32 вида кавказских растений, заметки о которых с критическими определениями были опубликованы в 1908 г. Упомянутая ранее первая (1902) научная публикация Ю. Н. была помещена в этом же издании. В эти же годы он организовал, в сотрудничестве с очень деятельными исследователями растений Кавказа Н. А. Буншем и В. В. Марковичем, особую серию издаваемого гербария — «N. A. Busch, W. W. Markowicz, G. N. Woronow. Schedae ad Floram caucasicae exsiccatam a Horto Botanico Imperiali Petropolitano editam». Ярлыки — этикетки с заметками — были опубликованы в «Трудах Петербургского ботанического сада» в 1905—1909 гг. Серию составили 14 выпусков по 25 видов в каждом, а всего 350 видов растений Кавказа. Немногом позднее, когда Ю. Н. более тесно связался с кавказскими ботаническими учреждениями, он организовал с А. Шелковниковым новое издание — «G. Woronow et A. Schelkownikow. Schedae ad Herbarium Florae Caucasicae». В этой серии было издано 400 видов, составивших 8 выпусков по 50 видов в каждом; заметки были опубликованы в 1912—1916 гг. в «Трудах Тифлиского ботанического сада».

Нетрудно подсчитать, что в издаваемых гербариях были разосланы экспонаты 782 видов кавказских растений, собранных в количестве более 20 000 экземпляров. Большая часть работы по сбору, сушке и определению растений была выполнена лично Ю. Н. Вороновым. Придавая очень большое значение этому делу, он продолжал сбор растений для издания во время полевых работ. После переезда Ю. Н. на работу в Ленинград в середине 20-х годов он привез с собой материалы для издания еще около 350 видов. Большая часть этих растений была распространена после смерти Ю. Н. как простые дублеты, так как полные этикетки к растениям не были им написаны. Только очень небольшая часть их была разослана с машинописными этикетками, им самим составленными.

В 10-е годы XX в. Ю. Н. напечатал еще около 40 работ. Среди них на первом месте были флористические статьи, работа по изданию гербариев и публикация нескольких географических очерков по западному Закавказью. Новым для Ю. Н. был интерес

к споровым растениям. К этому времени относится публикация трех обширных работ по грибам Кавказа, по печеночникам, лишайникам и по некоторым паразитным грибам.

В первой половине 20-х годов наряду с обычной флористической работой Ю. Н. стал изучать некоторые лилейные и ирисовые Кавказа, а также дикорастущие плодовые, особенно груши.

В связи с расширением работ Института прикладной ботаники и новых культур, руководимого Н. И. Вавиловым, Ю. Н. вновь обратился к субтропическим культурам Черноморского побережья. По этой тематике, связанной с названным институтом, он опубликовал результаты нескольких исследований.

С середины 20-х годов Ю. Н., будучи все более занят работой по изучению растений советских субтропиков, переехал в Ленинград, куда был приглашен на работу как ученый специалист в Институт прикладной ботаники и в Главный ботанический сад, где ему было поручено заведование кавказским гербарием.

Ко времени перехода Ю. Н. на работу в ленинградские научные учреждения он приобрел уже большую известность как знаток природы советских субтропиков и самих субтропических культур, а также как очень энергичный и авторитетный исследователь флоры Кавказа; перед ним открылись новые перспективы для широких исследований.

Приступив к работе в Институте прикладной ботаники, Ю. Н. отправился во главе экспедиции, организованной Резинотрестом, в Южную Америку; участниками поездки были С. В. Юзепчук, Т. Г. Боссе и В. Р. Живаго. Экспедиция выехала из Ленинграда в августе 1925 г. Ю. Н. особое внимание уделил работе в Колумбии, которая оказалась крупным центром развития каучуконосных видов рода *Sapium* (сем. молочайных); экспедицией было собрано в Колумбии не менее 18 видов сапиума, из которых 16 были не известны ранее ни в науке, ни в технике. Помощники Ю. Н. уделили наибольшее внимание мексиканскому полкустарнику гвайюле *Parthenium argentatum* (сем. сложноцветных). Это растение казалось очень перспективным для советских субтропиков, хотя и давало каучук невысокого качества, пригодный как компонент для менее важных по их значению смесей. Позднее в СССР началась большая опытная и селекционная работа именно с гвайюлой.

В экспедиции по Южной Америке, особенно в Колумбии (как и у себя на родине) Ю. Н. уделял немало внимания зоологическим объектам и сбору их, а также подбору предметов домашнего обихода первобытных индейцев. Обширные коллекции растений, ценные сборы семян каучуконосов и многие другие научные материалы были доставлены им в Ленинград, где нашли место в музеях.

В Институте прикладной ботаники Ю. Н. в последние годы жизни заведовал сектором субтропиков. В конце 20-х годов он опубликовал в «Трудах» института несколько очерков по американским каучуконосам и другим тропическим культурам, перспективным для Черноморского побережья Кавказа. Работы экспедиции Воронова были отражены и в популярной литературе. В 1929 г. в Ленинграде, в издании П. П. Сойкина, вышла книжка Ю. Н. «Полгода в Колумбии».

В Ботаническом саду, где Ю. Н. ведал кавказским гербарием, он много сделал для его обогащения и улучшения, продолжая изучение растений Кавказа. Он участвовал также и в других плановых работах, написал для «Флоры Юго-Востока европейской части СССР» обработки подсемейств яблоневых и сливовых, а также обработки крестоцветных и зонтичных. Названные обработки были едва ли не лучшими в этом издании. В последние месяцы жизни Ю. Н. принимал участие в разработке проекта издания «Флоры СССР».

Ю. Н. умер в результате кровоизлияния в мозг на 57-м году жизни, полный исследовательских планов и энергии, в расцвете своих творческих сил. Он намеревался подвести итоги своих многолетних исследований по изучению флоры и систематике растений его родной Абхазии и работал над рукописью «Флора Абхазии». После его кончины С. В. Юзепчуку и автору этих строк было поручено ознакомиться с рукописными материалами покойного. Мы видели часть рукописи «Флоры», это был начисто от руки переписанный текст приблизительно на 150 страницах, с краткими описаниями видов Абхазии, с характеристиками родов и краткими ключами для определения видов. Рукопись эта составляла едва ли более одной третьей части всего объема «Флоры Абхазии», причем ею были охвачены разные семейства и роды (без определенной системы) и не было в ней сколько-нибудь четко очерченных, вполне законченных разделов.

Научные планы Ю. Н. в те годы были, однако, еще более обширными. С его слов мне было известно, что он предполагал составление «Флоры Малой Азии», причем это были не отдаленные планы, а уже начатая работа. Я видел библиографические каталоги материалов по Малой Азии, подобранные Ю. Н. С большим интересом относящийся к предстоящей работе над «Флорой СССР», он предполагал обработать род *Suregus*, семейства ирисовых и орхидных и в более отдаленной перспективе часть зонтичных.

Исследователи кавказских растений подсчитали, что Ю. Н. открыл во флоре Кавказа более 150 видов, из которых он сам описал более 120 в качестве новых; другие авторы называли его именем 37 видов кавказских растений и один род — *Woronowia*.

Сказанного, кажется, достаточно, чтобы оценить вклад Ю. Н. в изучение растений Кавказа. Следует, однако, к этому добавить, что, как это отмечено выше, несколько сотен кавказских растений было распространено им в изданных гербариях, что в большой степени облегчало и другим авторам изучение этой флоры.

Исследователи флоры Кавказа постоянно имеют дело с видами, установленными Ю. Н., они всегда обращаются и к его публикациям; это будут делать и следующие поколения ботаников, им также придется согласовывать свои выводы с тем, что было ранее сделано по многим вопросам Ю. Н. Вороновым.

Совершенно справедливы были слова Н. И. Вавилова, сказанные им у гроба Ю. Н. Воронова о том, что Ю. Н. счастливо избрал для себя работу в области систематики растений, где все сделанное исследователем не может быть забыто.

#### ЛИТЕРАТУРА

К о л а к о в с к и й А. А. (1974). Жизнь, отданная науке. Газета «Советская Абхазия», 14 июня 1974, № 114. — Л и п ш и ц С. Ю. (1947). Русские ботаники, 2 : 179—183.

*Е. Г. Бобров.*

Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР,  
Ленинград.

Получено 26 IX 1974.

---

## ХРОНИКА

УДК 006.3 : 100.42 : 634.948+551.481.2+634.987+552.577 (471.12)

**РАБОЧИЙ СИМПОЗИУМ «ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЛЕСА И БОЛОТА;  
БОЛОТНЫЕ ЯГОДНИКИ; ВСПЛЫВАНИЕ ТОРФОВ» (ПОС. БОРОК  
ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ, ДАРВИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ЗАПОВЕДНИК, 11—17 СЕНТЯБРЯ 1974 г.)**

N. A. B E L O U S O V A. THE WORKING SYMPOSIUM  
«INTERRELATIONS OF FOREST AND BOG; BOG BERRYLANDS; PEAT'S  
FLOATING TO THE SURFACE» BOROK, SEPTEMBER 11—17 1974)

Рабочий симпозиум «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов» был организован Всесоюзным ботаническим обществом, Научным советом по проблемам биогеоценологии и охраны природы, Рыбинской гидрметобсерваторией, Дарвинским государственным заповедником Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР и проходил в Дарвинском государственном заповеднике 11—17 сентября 1974 года. Участники симпозиума представляли 28 научно-исследовательских и производственных организаций шестнадцати городов и поселков страны. За время работы симпозиума было прочитано и заслушено 33 доклада, которые по тематике были объединены в три группы: 1) взаимоотношения лесных и болотных экосистем и их охрана; 2) всплывание торфов; 3) болотные ягодники.

Вступительный доклад М. Л. Калецкой (Дарвинский заповедник) «Заповедник имени Дарвина за 30 лет» познакомил участников симпозиума с историей образования заповедника, физико-географическими особенностями его территории, научной деятельностью за 30 лет. Основными направлениями научных исследований заповедника являются инвентаризация природных ресурсов и изучение процессов, происходящих в природном комплексе территории. Материалы исследований служат основой для ежегодников «Летописи природы». Много внимания уделяется изучению изменений природы под влиянием искусственного водохранилища. Частные темы, разрабатываемые заповедником, такие как методы восстановления численности уток, опыты по восстановлению посадок, поврежденных лосем, содержание питомника боровой дичи и выяснение биологических основ вольерного ее разведения имеют большое народно-хозяйственное значение.

По разделу «Взаимоотношения лесных и болотных экосистем и их охрана» состоялось три заседания, на которых было заслушано 18 докладов.

М. И. Нейштадт (Москва, Институт географии АН СССР) сделал доклад «О взаимоотношениях леса и болота в голоцене». На основе абсолютной датировки радиоуглеродным методом установлено, что почвообразовательный процесс в Сибири начался приблизительно 10 580 лет назад, а образование торфа — 8 780 лет. В настоящее время заболоченность Западной Сибири превышает 50% общей площади, причем процесс заболачивания и торфообразования протекает очень активно. Автор рекомендует осушение болот в северотаежной и тундровой зонах. Охрана же болот целесообразна в южной зоне, где есть интересные рямовые типы болот.

Сопряженным изменениям растительности и почв при заболачивании сосновых боров был посвящен доклад М. С. Боч, В. И. Василевича и Т. П. Константиновой (Ленинград, БИН АН СССР; Сыктывкар, Коми филиал АН СССР). На примере одного из сфагновых болот юго-восточного района Коми АССР было показано, какие изменения происходят в растительном покрове и в почвах при наступлении болота на сосновый бор. Исследования проводились на трансектах, пересекающих участки болота и прилегающего к нему суходола, материалы обрабатывались статистически, что позволило судить о сопряженности изменений в составе растительности и характере почв. Выяснено, что растительность при заболачивании леса изменяется почти одновременно с почвами.

Вопросы изучения трансгрессии болот методом дендрохронологии были освещены в докладе А. Ляэнелайда (Тарту, университет). В ходе исследований выяснилось влияние заболачивания леса на радиальный прирост сосны обыкновенной. Предложена гипотеза «волны оптимума», т. е. предположение о том, что зона оптимального прироста сосен при трансгрессии болот перемещается в сторону суходола и наилучший прирост наблюдается на границе леса и болота. Некоторое влияние на динамику ра-

диального прироста сосны имеет и циклическое изменение активности солнца, но в связи с конкретными условиями это влияние может быть положительным или отрицательным и выражаться количественно по-разному.

Вопрос об использовании дендрохронологического метода как наиболее точного при решении вопроса о взаимоотношениях лесов и болот не только в настоящее время, но и в историческом прошлом был поднят также и в докладе Л. А. Симаковой (Москва, Институт географии АН СССР) «Взаимоотношения леса и болота в условиях Сибири».

В докладе Л. Я. Смоляницкого (Ленинград, НИИЛХ) были рассмотрены некоторые особенности питания сфагновых мхов в связи с проблемой взаимоотношения лесных и болотных экосистем. Развитие большой поверхности контакта с окружающей средой предопределяет сильнейшую зависимость сфагнов от экологических факторов. Микротопографический анализ дернины показал, что разным условиям увлажнения соответствует и различная ее плотность. При малой увлажненности наблюдается плотнотомкнутая дернина с большим количеством особей на единицу площади, и наоборот. Особенностью сфагнов является также большая поверхность испарения, а это приводит к увеличению концентрации минерального питательного раствора и падению прироста мха. Создается труднопреодолимый барьер для внедрения элементов лесных биогеоценозов на болото.

В докладе Н. И. Пьявченко и Л. С. Козловской (Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР) «О взаимоотношениях леса и болота в таежной зоне» охарактеризованы различия между заболоченным и болотным лесом в процессе прогрессирующего (необратимого) и временного (обратимого) заболачивания лесных земель. Отражена ведущая роль водного компонента в динамике болотного биогеоценоза — сменах леса болотом и болота лесом. Подчеркнуто преобладающее значение в современном период временного заболачивания. Показан характер изменений во взаимоотношениях леса и болота под влиянием осушения.

Доклады К. А. Кудинова (Жигулевский заповедник) «Стадии и циклы развития лесоболотных экосистем Молого-Шекснинского междуречья» и К. А. Кудинова и В. С. Писанова (Жигулевский и Дарвинский заповедники) «Развитие древостоев в лесоболотных экосистемах по наблюдениям на постоянных площадях Дарвинского заповедника» дополнили друг друга.

К лесоболотным экосистемам авторы относят все биогеоценозы, характеризующиеся наличием торфяной залежи и покрова из сфагновых мхов, с присутствием деревьев, даже если они не образуют самостоятельного яруса. Стадии их развития таковы: 1) поселение всходов древесной и кустарниковой растительности; 2) стадия растущего древостоя с более или менее сомкнутым пологом кроны; 3) разрушение древостоя. Однако чаще всего можно одновременно наблюдать процессы, присущие всем трем стадиям, т. е. комплексную стадию. Развитие древесной растительности в любом случае носит циклический характер, с каждым новым циклом производительность древостоя снижается, а мощность торфяной залежи возрастает. 25-летние наблюдения за развитием древостоев в лесоболотных экосистемах на постоянных пробных площадях позволили установить характер изменений таксационных признаков древостоев.

В докладе Р. П. Козловой и А. И. Максимова (Карельский филиал АН СССР) была дана фитоценологическая характеристика лесных болот Карелии.

В докладе Н. А. Белоусовой (Заповедник «Кивач») «Болота заповедника „Кивач“» рассматривались факторы, обуславливающие образование болот на данной территории и определяющие их трофность. Показаны флористические особенности болотных фитоценозов с указанием видов, требующих охраны.

Доклад «Учет динамики взаимосвязей лес—болото при решении вопросов их охраны» сделал В. И. Орлов (Московский университет). Автор считает, что при решении вопроса об осушении или охране болот необходимо выявить характер взаимоотношений «геосистем», их динамическое состояние. Учитывая темпы взаимоотношений в системе лес—болото следует определять ту стадию комплекса, когда болотный массив уже нуждается в охране.

Анализ динамики ландшафтов и взаимоотношений леса и болота был дан в докладе В. А. Фриша (Географическое общество СССР). Он показал, что развитие ландшафтов может идти по ритмам, выражающимся в смене гидрогеологического, почвенного и других режимов.

О взаимоотношении леса и болота на примере центральной части Сахалина и о выделении объектов охраны для болот Сахалина шла речь в докладах Г. Ф. Кузьмина и Е. Е. Петровского (Ленинград, ВНИИ торфяной промышленности). Докладчики отметили, что для Сахалина характерен усиленный рост болот с одновременным переувлажнением прилегающих к ним пространств. Заболачивание нередко приводит к отмиранию древесного яруса иногда даже в начальной стадии формирования торфяника. Это имело место и в прошлом. Заболачивание лесов происходит даже на относительно дренированных участках. Однако наряду с указаниями на необходимость лесомелиорации авторы делают большой упор и на охрану болот, заповедование их в научных целях и в народнохозяйственных интересах.

А. Д. Смирнова (г. Горький, университет) в докладе «Опыт отбора и организации охраны болотных экосистем на примере Горьковской области» отметила, что современное состояние торфяного фонда области и дальнейшие перспективы его использования вызывают серьезные опасения за сохранность болотных экосистем. Интенсивное осушение болот и добыча торфа отрицательно сказываются на водном балансе, разрушают природные комплексы. Автор рекомендует проведение ряда мероприятий, обеспечивающих охрану болот.

Основное внимание в докладе **В. В. Мазинга** (г. Тарту, университет) было уделено охране редких видов растений и животных болотных биогеоценозов. В связи с исчезновением болотных видов, с обеднением видового состава вопрос об охране болот является первоочередным. Необходимо выяснить причины исчезновения видов, степень уникальности видов, требующих охраны. Автор предлагает различные формы и категории охраны объектов и организацию заказников и специальных заповедников.

Несколько обособленными от тематики секции были два доклада по гидрохимии болот, которые вызвали, однако, оживленное обсуждение. Доклад «К химии болотных вод» был сделан **А. В. Фотиевым** (Борок, Ярославской обл., Институт биологии внутренних вод АН СССР). Исследования, проведенные методом вымораживания и дальнейшего химического анализа болотных вод, показали, что кислотность вод переходных болот обуславливается не гумусовыми веществами, или так называемыми гуминовыми кислотами, как считалось до сих пор, а наличием в гумусе в поглощенном состоянии катиона (водорода) серной кислоты.

Итоги детального гидрохимического исследования олиготрофного болотного массива Ламмин-Суо были сообщены в докладе **И. Л. Калужного, Л. Я. Левандовской и В. В. Клепикова** (Зеленогорская полевая экспериментальная база ГГИ). В результате комплексных гидрологических, гидрофизических и метеорологических исследований были изучены химический состав болотных вод, миграция и баланс главных ионов в водах деятельного слоя. Установлено, что гидрохимический режим тесно связан с гидрометеорологическими факторами и зависит от последних. Были приведены результаты расчета баланса минеральных компонентов в водах болотного массива. Дан теоретический анализ и методика расчета поглощения ионов растительностью.

По второму разделу «Всплывание торфов» было заслушано три доклада.

**В. И. Колкутин** (Рыбинск, ГМО) доложил об изменении площадей торфяных островов на Рыбинском водохранилище. Автор рассмотрел причины, вызывающие образование торфяных островов, охарактеризовал стадии их возникновения и существования.

Об изменении некоторых свойств торфа под влиянием периодического затопления водами Рыбинского водохранилища сделал сообщение **В. П. Денисенков** (Ленинград, университет). Исследования показали, что в связи с образованием на поверхности затопленных верховых болот иловых и минеральных наносов здесь после спада весенней воды поселяется евтрофная растительность. Поэтому верхние маломощные слои торфа состоят из переходных и низинных торфов, а ниже располагаются верховые торфы. Таким образом, подпитывание водами водохранилища и образование минеральных наносов на поверхности являются причиной образования вторичноизмененных торфов в верхнем слое.

**Г. С. Молкин** (Ленинград, Гидроэнергопроект) сделал доклад «О всплывании торфа на Верхне-Сви́рском водохранилище за 20 лет его существования», где показал, что площадь торфяных островов на акватории постепенно уменьшается.

Третий тематический раздел симпозиума «Болотные ягодники» был представлен 11-ю докладами.

Два доклада были сделаны **А. Ф. Черкасовым** (Кострома, Лесная опытная станция): «Запасы ягод клюквы в Костромской, Ярославской, Калининской, Новгородской и Вологодской областях» и «Краткая программа исследования клюквы». Автор отметил, что наиболее целесообразным методом исследований является картирование. В сообщении указано на необходимость выработки единой методики оценки урожайности и разработки шкал для оценки цветения и урожайности в зависимости от типов болот, их облесенности и других факторов. Особое внимание должно быть уделено физиологическим исследованиям, изучению фотосинтеза, анатомии и морфологии вегетативных органов, внутривидовой изменчивости клюквы, биохимическим исследованиям вегетативных и генеративных органов, изучению болезней и вредителей клюквы. Следует разрабатывать способы фенологического прогнозирования урожайности и установить оптимальные сроки сбора ягод для различных областей.

В докладе **Г. А. Елиной** (Карельский филиал АН СССР) «О принципах крупномасштабного картирования запасов болотных ягод», который зачитал **О. В. Кузнецов**, была показана перспективность метода картирования для определения запасов ягод в определенных фитоценозах и для прогнозирования урожайности в целом.

Доклад **Л. С. Балашова и Т. Л. Андриенко** (Киев, Институт ботаники АН УССР) был посвящен распространению клюквы четырехлепестной на территории Украинской ССР, вопросам экологии и возобновления этого растения. Были сообщены результаты опытов по вегетативному размножению клюквы с целью изучения оптимальных условий для культуры ее на болотах, как находящихся в естественном состоянии так и частично подсушенных, а также на болотах, пострадавших от пожара. Предварительные опыты показали, что метод черенкования клюквы вполне применим для Украинского Полесья; лучшая приживаемость черенков наблюдается при посадке их в лунках, по затененным местам с сохранившимся сфагновым покровом.

О продуктивности болотных ягодников в разных почвенно-экологических условиях доложил **В. И. Саутин** (Минск, БелНИИЛХ). Автор рассмотрел комплекс факторов, влияющих на продуктивность ягодников, считая ведущими почвенно-экологические и метеорологические условия. Докладчик продемонстрировал таблицу урожайности ягод в зависимости от особенностей экотопов. Этот же вопрос был рассмотрен в докладе **М. Д. Каташук** (Ленинград, Лесотехническая академия) «Учет факторов, влияющих на урожайность клюквы четырехлепестной».

Доклад И. И. Барановой и П. Н. Токарева (Карельский филиал АН СССР) был посвящен урожайности и химическому составу клюквы на болотах различных типов в Карелии.

В докладе З. П. Буткене и В. Ф. Буткуса (Вильнюс, Институт ботаники АН Литовской ССР) были рассмотрены вопросы распространения голубики в Литовской ССР и некоторые особенности ее роста и развития.

В докладе З. Ю. Бандзайтене, В. Ф. Буткуса (Институт ботаники АН Литовской ССР) дана характеристика особенностей роста и развития брусники на болотах.

К. А. Кудинов (Жигулевский заповедник) в докладе «К вопросу продуктивности болотных ягодников (клюква, морошка, черника)» поднял важные вопросы методического характера. Оценка средней продуктивности клюквенников и степени варьирования урожая в пространстве и во времени проведена различными методами. Сопоставляя полученные данные, автор пришел к заключению, что оценка продуктивности ягодников на больших площадях с помощью серии мелких площадок может оказаться более точной, чем учет путем промыслового сбора на крупных площадях. В докладе были приведены средние показатели продуктивности ягодников и даны оценки степени варьации показателей их урожайности.

Вопросы сезонного развития и продуктивности клюквы и черники в Дарвинском заповеднике в 1972—1974 гг. были доложены Э. В. Фриш (Дарвинский заповедник).

Заключительным этапом работы этой секции была разработка унифицированной терминологии и методики (об этом подробно будет сообщено в журнале «Растительные ресурсы» в заметке А. Ф. Черкасова). В целом материалы симпозиума намечено опубликовать в «Трудах Дарвинского заповедника».

Основные моменты дискуссии по рассмотренным вопросам нашли отражение в резолюции, публикуемой ниже. Участникам симпозиума была предоставлена возможность непосредственно в полевых условиях обсудить некоторые вопросы методики исследований. Во время экскурсий на верховое болото «Большой мох», которую вел В. П. Денисенков, ботаники ознакомились с его растительностью и торфяной залежью. Э. В. Фриш, А. Ф. Черкасов, К. А. Кудинов показали на пробных площадях применение разных методик учета урожайности ягод; Кудинов познакомил участников симпозиума с пробными участками по изучению древостоя на болотах. По его наблюдениям, за 18 лет происходит изреживание и гибель древостоя, но идет и возобновление следующего поколения. Интересной была поездка по Рыбинскому водохранилищу на всплывшие торфяники. Кроме того, участники симпозиума ознакомились с усадьбой заповедника, его дендропарком, питомником боровой дичи и музеем природы. Никто не остался равнодушен к красоте природы заповедника. В том, что она прекрасна во все времена года, мы убедились, посмотрев цветные диапозитивы, мастерски выполненные большим другом и любителем природы М. Л. Калецкой.

На заключительном заседании было отмечено, что проведение таких рабочих симпозиумов в непосредственной близости к природе, к объектам исследований, принесит большую пользу, дает возможность многое проверить, высказать спорные вопросы, обменяться мнениями. Особое внимание во всех докладах было уделено положению, что заповедники должны служить основными экспериментальными базами для развития биогеоценотических исследований.

Сотрудники Дарвинского заповедника прекрасно организовали работу симпозиума, его участникам был оказан самый теплый и дружеский прием.

#### РЕЗОЛЮЦИЯ РАБОЧЕГО СИМПОЗИУМА «ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЛЕСА И БОЛОТА; БОЛОТНЫЕ ЯГОДНИКИ; ВСПЛЫВАНИЕ ТОРФОВ»

Симпозиум организован Всесоюзным ботаническим обществом, Научным советом по проблемам биогеоценологии и охраны природы, Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией, Дарвинским государственным заповедником Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР.

(Дарвинский заповедник, 11—17 сентября 1974 г.).

Симпозиум по изучению взаимоотношения леса и болота, болотных ягодников и всплыванию торфов в составе 40 человек, представляющих 28 научных, учебных, проектных и производственных организаций из 16 городов и поселков (Москвы, Ленинграда, Хабаровска, Горького, Петрозаводска, Минска, Вильнюса, Тарту, Киева, Костромы, Рыбинска, Жигулевского госзаповедника, Печоро-Ильчского госзаповедника, заповедника «Кивач», пос. Борок Ярославской обл. и пос. Борок Вологодской обл.) заслушав и обсудив доклады, отмечает.

1. В СССР сосредоточено свыше 60% болот мира, значительные пространства их занимают болотные ягодники. Рациональное использование болот как земельных угодий, источников ценных сырьевых ресурсов (торфа, болотных растений, в том числе ягодных) представляет большой экономический интерес.

2. В связи с расширяющимся вовлечением болот в сферу хозяйственной деятельности человека встает вопрос об углубленном изучении отдельных их компонентов, направлениях их развития, прогнозирования рационального использования и охраны,

которая также должна рассматриваться как один из видов рационального использования болот.

3. Изучение динамики взаимоотношений леса и болота позволяет учитывать направления и темпы изменения болот, прогнозировать заболачивание и разболачивание территорий лесной зоны и планировать направленное вмешательство человека для регулирования этих процессов в нужную сторону.

Работы, проводящиеся по данной проблеме во многих научно-исследовательских организациях страны на современном этапе, характеризуются комплексным подходом, привлечением специалистов разного профиля: болотоведов, ботаников, почвоведов, зоологов, гидрологов, географов и др. Все большее значение приобретают количественные методы: использование приемов статистики, применение  $C_{14}$  для определения абсолютного возраста торфяных отложений, методы дендрохронологии. Широко используются аэрометоды. Накапливается материал по многолетним наблюдениям за динамикой болот в ряде заповедников, на стационарах.

4. Представленные на симпозиуме доклады по проблеме «Болотные ягодники» свидетельствуют об актуальности направлений, избранных различными научно-исследовательскими учреждениями, позволяющих решать методические вопросы определения урожайности и выявления и картирования запасов ягод, исследовать особенности плодоношения, биологии и экологии ягодников. Кроме ботанико-ресурсоведческого, изучение дикорастущих ягодных растений имеет важное ландшафтно-индикационное значение.

5. Выполненные, начиная с 30-х годов, исследования на Аргазинском, Рыбинском, Верхне-Свирском, Нарвском, Хантайском, Горьковском, Верхне-Зейском водохранилищах по изучению динамики всплывания, развития и разрушения торфяных островов имеют большое практическое значение для усовершенствования методики прогнозирования этих явлений на вновь проектируемых водохранилищах.

Участники симпозиума одобряют работы, ведущиеся в вышеуказанных направлениях и их дальнейшее развитие с использованием новых методов исследования. Симпозиум считает необходимым:

1. Дальнейшее развитие научно-исследовательских работ по изучению взаимоотношений леса и болот как имеющих, кроме теоретического, также и большое практическое значение (для лесоводства, сельского хозяйства и использования торфяных ресурсов) и позволяющих прогнозировать возможные пути развития болотных ландшафтов.

2. Проведение вышеупомянутых работ силами специалистов различного профиля: болотоведов, лесоведов, торфоведов, почвоведов, ботаников, гидрологов и др., ибо только комплексный подход к разработке данной проблемы может дать плодотворные результаты.

3. Учитывая недостаточную численность научных сил в стране, занятых исследованием дикорастущих ягодников, и их разобщенность, ходатайствовать перед Государственным комитетом Совета Министров СССР по науке и технике о расширении тематики научно-исследовательских работ по дикорастущим ягодникам в институтах Академии наук СССР и об организации в научно-исследовательских институтах Государственного комитета лесного хозяйства Совета Министров СССР отделов (лабораторий) недревесных ресурсов леса.

4. Просить Президиум Всесоюзного ботанического общества о создании при Обществе комиссии по изучению дикорастущих ягодных растений.

5. Рекомендовать научным работникам, изучающим дикорастущие ягодники, использование «Программы исследований клюквы», предложенной Костромской Лесной опытной станцией.

6. При определении продуктивности ягодников рекомендовать: а) использование способов учета, обеспечивающих получение репрезентативной выборки случайным или систематическим размещением как пробных площадей, так и учетных площадок; б) исследование зависимости урожая ягод от факторов среды и синузального строения растительных сообществ.

7. Рекомендовать продолжить Рыбинской гидрометеорологической обсерватории (ГМО) наблюдения за состоянием всплывших торфяных островов, их изменением и разрушением и систематически публиковать материалы по этим наблюдениям в сборнике работ Обсерватории.

Рекомендовать Рыбинской ГМО в содружестве с Дарвинским заповедником провести детальное исследование оставшихся 5 тыс. га торфяных островов и составить прогноз возможности их дрейфа и разрушения в последующие годы. Выявлять причины несоответствия прогнозных величин всплывания торфа с фактическими.

8. Развивать гидрохимические исследования болот, учитывая важную и определяющую роль химического состава болотных вод для состава растительности болот и в том числе для болотных ягод.

Одобрить и рекомендовать расширять работы данного направления, проводимые в Калининском политехническом институте, Институте торфа АН БССР, Государственном гидрологическом институте, Ленинградском сельскохозяйственном институте, Институте биологии внутренних вод АН СССР.

9. Отметить высокий уровень научных исследований, проводимых по тематике симпозиума в Дарвинском заповеднике и большую работу, выполненную здесь по охране природных эталонов. Продолжить, расширить и углубить изучение на территории заповедника процессов динамики болот и лесов, всплывших торфяных островов и исследования по дикорастущим ягодникам.



10. Издать в 1975 г. материалы симпозиума в специальном сборнике в серии «Труды Дарвинского заповедника».

11. Опубликовать хронику о работе симпозиума для ознакомления с итогами его работы широкого круга научной общественности соответствующих профилей в журналах «Растительные ресурсы», «Известия АН СССР, сер. географическая», «Ботанический журнал».

12. Отметить хорошую организацию симпозиума, во многом способствовавшую его успешной работе, и выразить благодарность Главному управлению охотничьего хозяйства и заповедников и сотрудникам Дарвинского заповедника, взявшим на себя основную заботу по проведению симпозиума.

13. Считать целесообразным систематически созывать симпозиумы по вопросам изучения и охраны болот. Учитывая плодотворный опыт работы данного симпозиума, местами проведения будущих симпозиумов следует выбирать заповедники или научно-исследовательские полевые станции, где непосредственно на объектах природы можно обсудить многие вопросы.

Н. А. Белоусова.

Госзаповедник «Кивач»,  
Кондопожского района КАСР.

Получено 4 XI 1974.

#### И С П Р А В Л Е Н И Е

В № 4 Ботанического журнала за 1975 г. в статье А. Д. Смирновой и Е. В. Лукиной «*BETULA NANA* L. в Горьковской области» допущена ошибка в карте: ошибочно залит черным пуансон, обозначающий положение г. Горького.

Редакция

August, 1975

BOTANICAL JOURNAL  
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY  
OF THE U.S.S.R.

C O N T E N T S

	Page
<b>I. I. Tumadjanov, R. K. Beridze, A. I. Pogosyan.</b> Differentiation of populations and evolution of polyploid complex <i>Veronica gentianoides</i> Vahl agg. in the Great Caucasus . . . . .	1073
<b>O. N. Dubovik, M. V. Klovov, A. N. Krasnova.</b> Floristic, historico-geographical regions of the steppe and forest-steppe Ukraine . . . . .	1092
<b>M. G. Pimenov, L. I. Sdobnina.</b> On the taxonomy of the genus <i>Seseli</i> L. I. Revision of the genus <i>Libanotis</i> Hill ( <i>Umbelliferae</i> ) . . . . .	1108
<b>A. P. Melikyan, L. G. Muradyan.</b> The main directions of fruit wall and seed coat evolution in subtribe <i>Chrysantheminae</i> ( <i>Asteraceae</i> ) . . . . .	1123
<b>Yu. R. Shelyag-Sosonko, Ya. P. Didukh.</b> On the present state and prospects of Ukrainian flora investigation . . . . .	1134
<b>I. M. Balonov, G. V. Kuzmin.</b> Electron microscopic study of species of the genus <i>Mallomonas</i> Perty ( <i>Chrysophyta</i> ) from reservoirs of the Volga cascade. I. Series <i>Tripartitae</i> Harris et Bradley . . . . .	1142
<b>V. N. Golubev, V. G. Kobechinskaya.</b> On the winter dormance and hibernation in plants of steppe and forest phytocoenoses of subalpine forest-steppe in the Crimea . . . . .	1147
<b>NEW TAXA</b> . . . . .	1158
<b>V. P. Botschantzev.</b> The new <i>Chenopodiaceae</i> from Middle Asia. (1158). — <b>U. Pratonov.</b> The second species of the genus <i>Nanophyton</i> Less. ( <i>Chenopodiaceae</i> ). (1161). — <b>G. D. Soskov.</b> New series, subspecies and hybrids in the genus <i>Calligonum</i> L. ( <i>Polygonaceae</i> ). (1162).	
<b>REPORTS</b> . . . . .	1164
<b>Yu. M. Miroshnichenko.</b> Peculiarities of seasonal dynamics of productivity in phytocoenoses of Afro-Asiatic arid area. (1164). — <b>A. S. Stenina, M. V. Getzen.</b> The diatom algae in the plankton of tundra lakes of Kharbeisk (Komi A.S.S.R.). (1178). — <b>T. J. Omelezuk-Mjakushko, V. I. Chopik.</b> Genus <i>Jovibarba</i> Opiz ( <i>Crassulaceae</i> ) in the flora of Ukraine. (1183). — <b>M. I. Kotov.</b> New American genus and species <i>Leavenworthia torulosa</i> A. Gray ( <i>Brassicaceae</i> ) in the U.S.S.R. (1187). — <b>S. S. Kharkevich.</b> <i>Borodinia</i> N. Busch — new genus for the Soviet Far East ( <i>Brassicaceae</i> ). (1188). — <b>V. I. Buyankin.</b> New ruderal plants of the Urals region. (1190). — <b>E. V. Romanova.</b> Representatives of <i>Cupressaceae</i> family from the Upper Cretaceous deposits of Mount Juvankara (Zaissan depression). (1191). — <b>V. F. Tarasewich.</b> Pollen of <i>Alangium</i> in Miocene deposits of the Russian plain ( <i>Alangiaceae</i> ) (1194). — <b>L. I. Krestyashin, V. A. Makarov.</b> On the <i>Pinus sibirica</i> Du Tour of the Solovetsk Islands. (1198).	
<b>REVIEWS</b> . . . . .	1204
<b>M. S. Botch, E. A. Galkina.</b> (A review). Classification of peat and peatlands. (1204). — <b>E. P. Matveyeva.</b> (A review). Meadows of Southern Kazakhstan. 1974. (1209). — <b>A. M. Semenova-Tyan-Shanskaya, R. I. Zlotin, K. S. Khodasheva.</b> The role of animals in the biological turnover in ecosystems. 1974. (1211).	
<b>ANNIVERSARIES</b> . . . . .	1214
<b>E. G. Bobrov.</b> In memoriam G. N. Woronow. (To the 100-th birth anniversary). (1214).	
<b>CHRONICLE</b> . . . . .	1218
<b>N. A. Belousova.</b> The working symposium «Interrelations of forest and bog; bog berrylands; peat's floating to the surface» (Borok, September 11—17, 1974). (1218).	

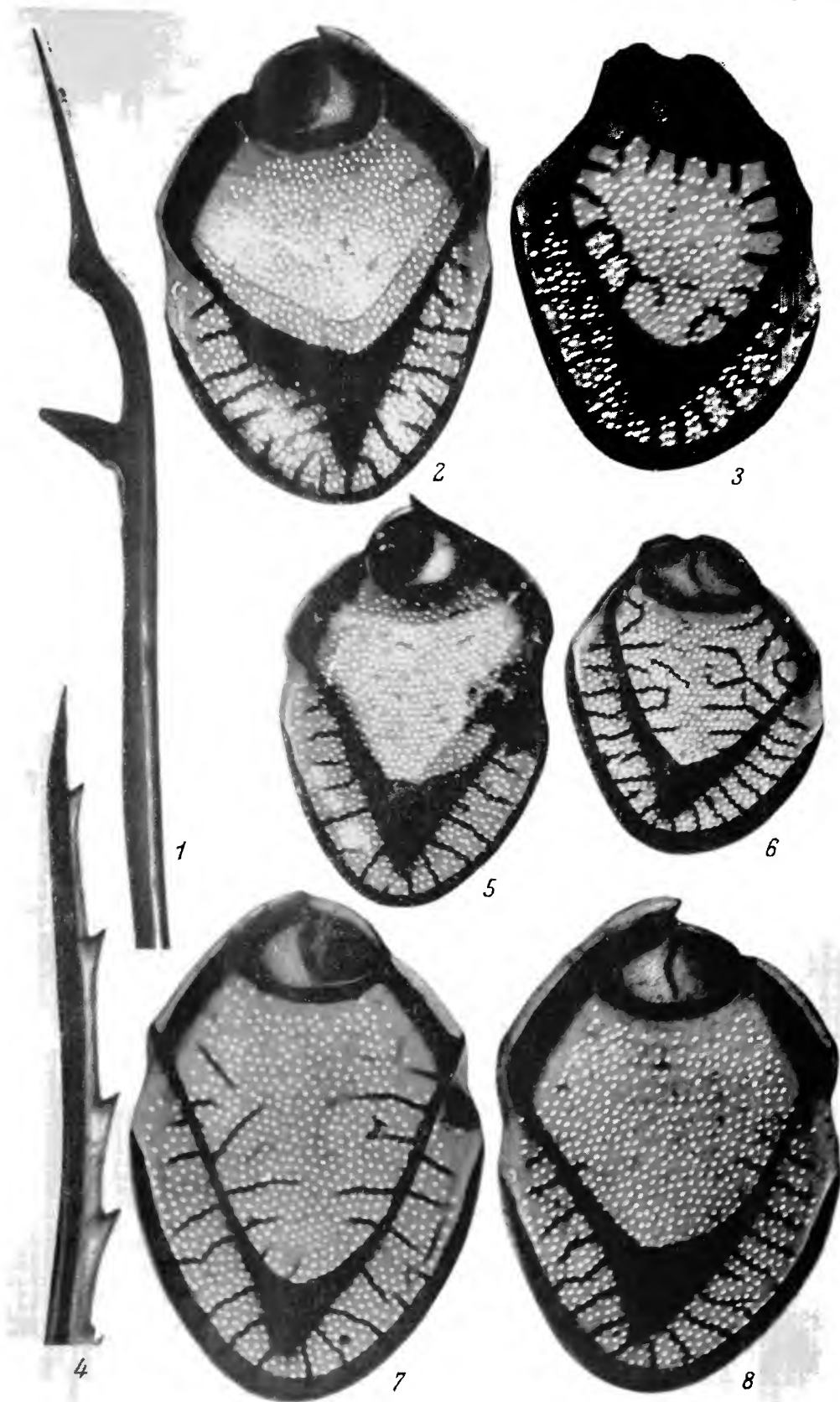
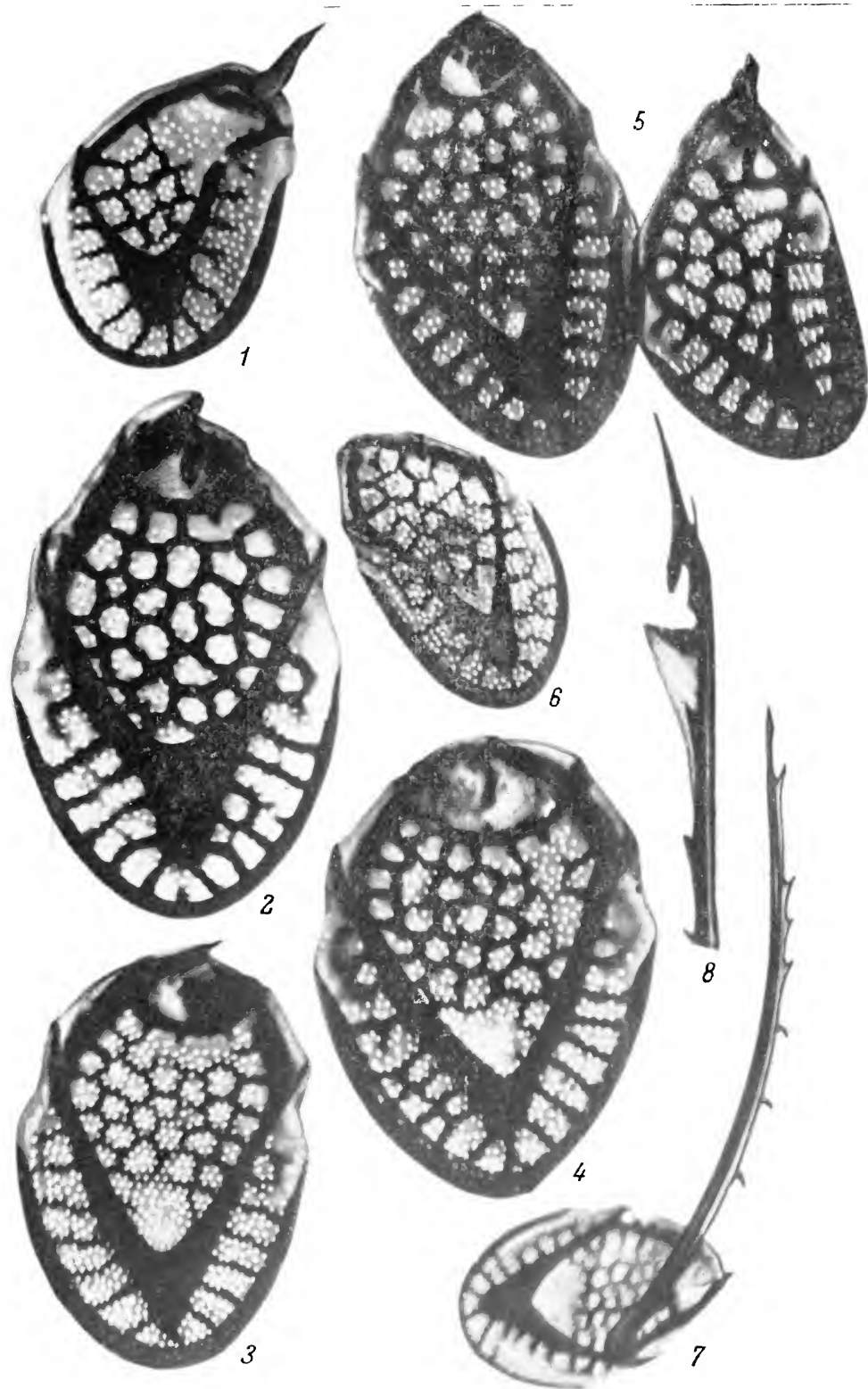


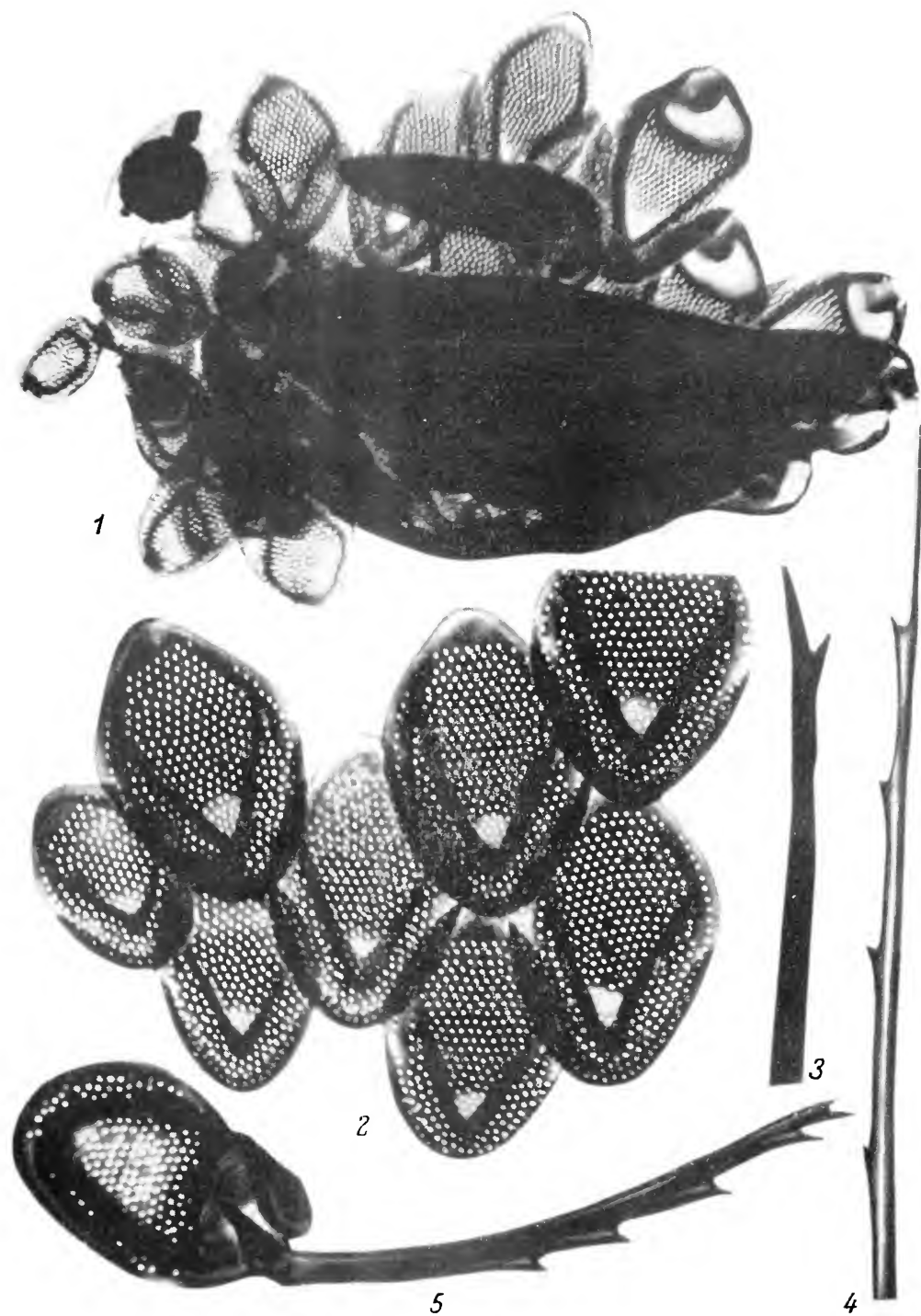
Таблица I

1—3 — *Mallomonas acaroides* var. *acaroides* Perty emend. Fott; 4—5 — *M. acaroides* var. *echinospora* (Nygaard) Fott; 6—7 — *M. acaroides* var. *striatula* Asmund; 8 — *M. acaroides* var. *inermis* Fott. (1 —  $\times 5000$ ; 2, 3, 5, 6, 8 —  $\times 4000$ ; 4 —  $\times 5000$ ).



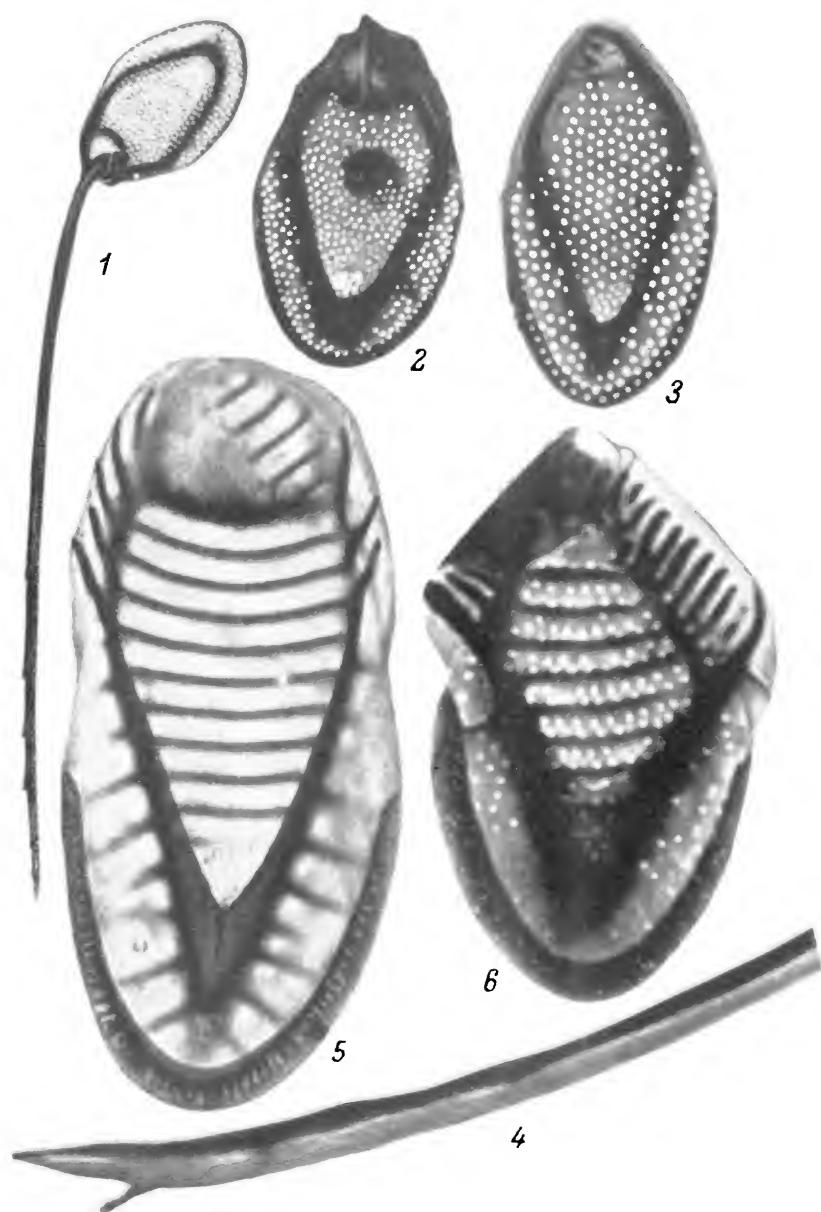
Т а б л и ц а II

1—8 — *Mallomonas crassisquama* (Asmund) Fott. (1—6 —  $\times 4000$ ; 7 —  $\times 1280$ ; 8 —  $\times 5500$ ).



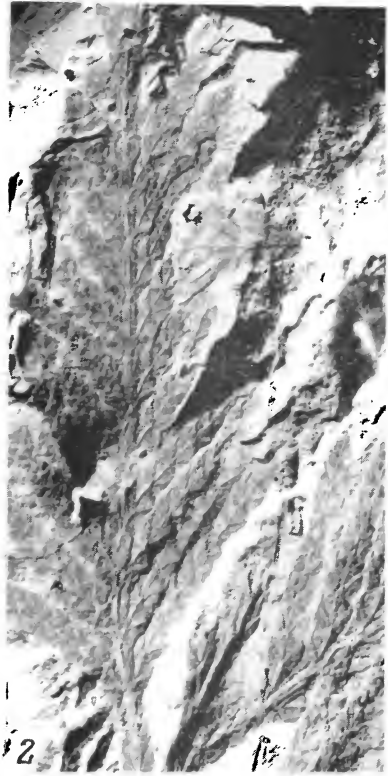
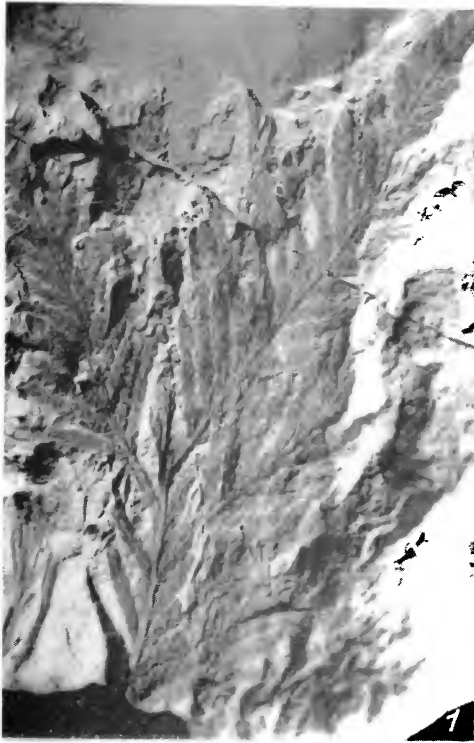
Т а б л и ц а III

1—4 — *Mallomonas tonsurata* Teiling, 5 — *M. monograptus* Harris et Bradley (1 —  $\times 2770$ ; 2—4 —  $\times 4000$ ; 5 —  $\times 5500$ ).



Т а б л и ц а IV

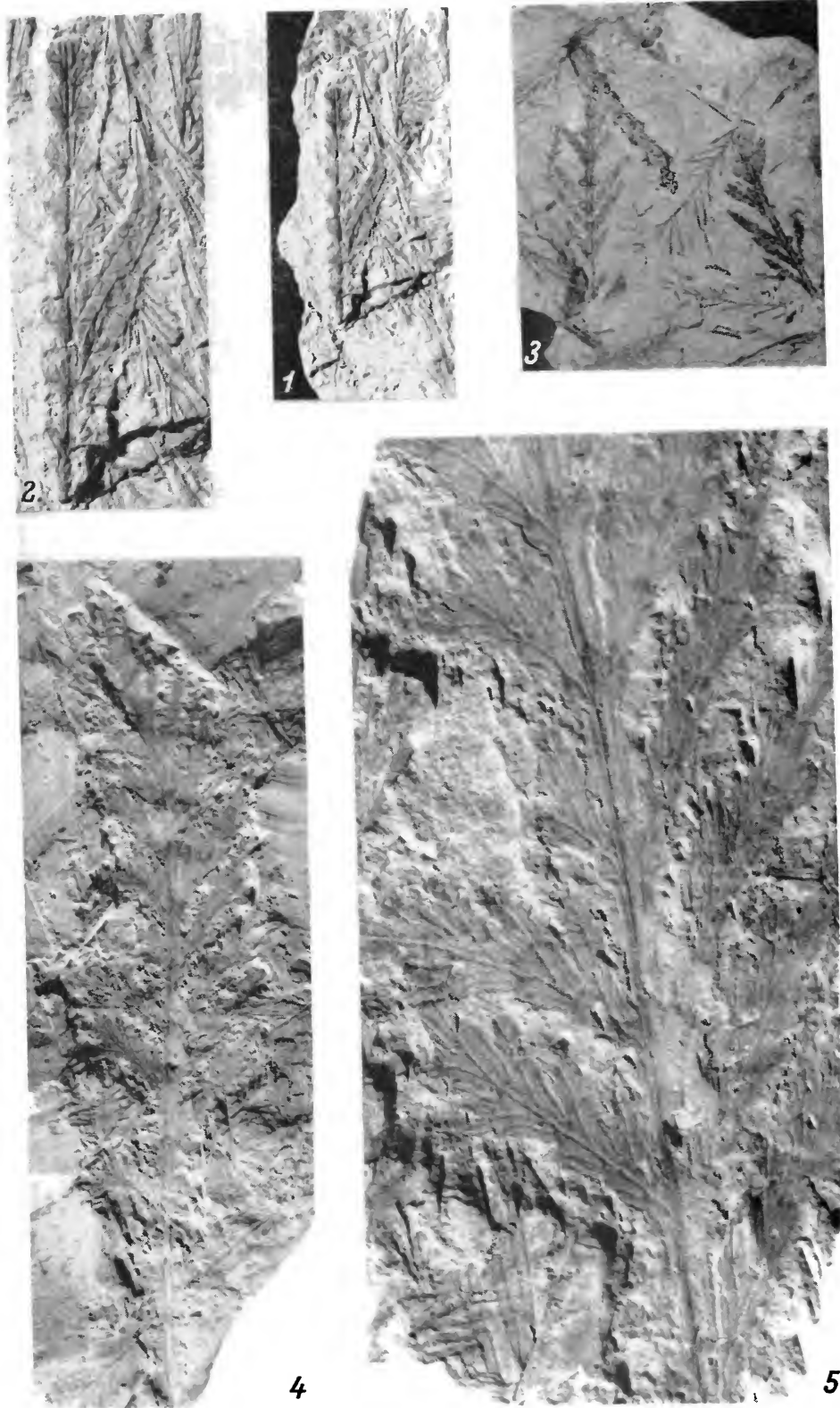
1—3 — *Mallomonas monograptus* Harris et Bradley, 4—6 — *M. striata* Asmund  
(1 —  $\times 2770$ ; 2—4 —  $\times 4000$ ; 5, 6 —  $\times 10\ 000$ ).



Т а б л и ц а I

*Thuja cretacea* (Heer) Newberry: 1 — отп. 330, колл. 344, вегетативный побег; 2 — верхняя деталь отп. 330, колл. 344 ( $\times 2$ ); 3 — нижняя деталь отп. 330, колл. 344 ( $\times 2$ ); 4 — отп. 84, колл. 344 — ветка с короткими и узкими побегами.

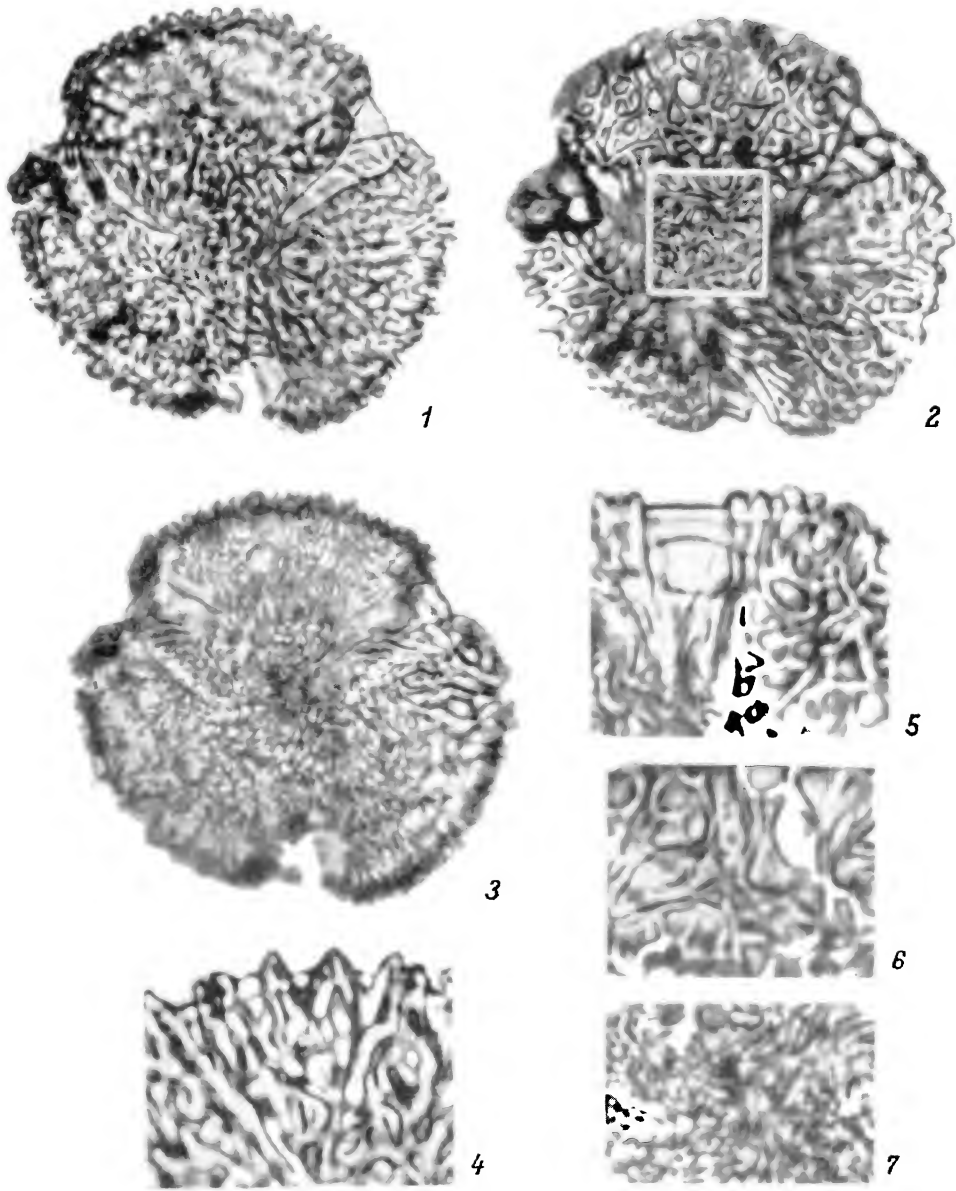




Т а б л и ц а II

*Thuja cretacea* (Несг) Newberry: 1 — отп. 294, колл. 344, побег с начальной стадией образования молодого побега; 2 — деталь отп. 294, колл. 344 ( $\times 2$ ); 3 — мелкий экземпляр отп. 22, колл. 344. *Libocedrus catenulata* (Bell) Krysh. 4 — отп. 52, колл. 344 — вегетативный побег; 5 — деталь отп. 52, колл. 344 ( $\times 3$ ).

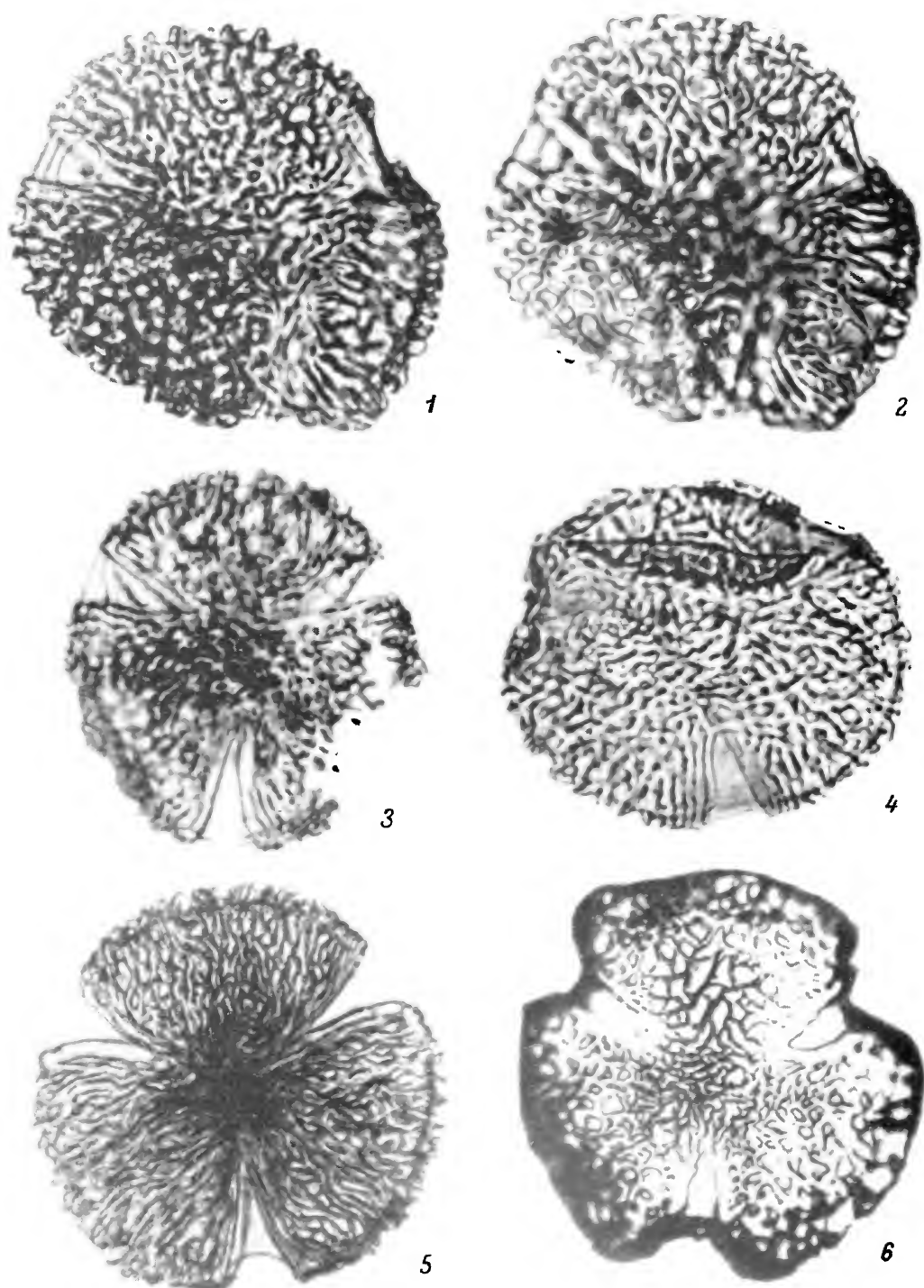




Т а б л и ц а I

Пыльцевое зерно *Alangium barghoornianum* Trav. (полярная проекция, 1, 2, 3,  $\times 900$ ; 4, 5, 6, 7,  $\times 1800$ ).

1 — общий вид; 2 — скульптура экзины при высоком положении тубуса микроскопа на мезокольпиумах и апокольпиуме; 3 — скульптура экзины при опущенном тубусе до уровня стерженькового слоя; 4 — край пыльцевого зерна; 5 — форма оры; 6 — деталь сетчатого рисунка экзины; 7 — деталь стерженькового слоя.



Т а б л и ц а II

Сравнение ископаемой и рецетной пыльцы *Alangium*.

1—4 — *Alangium barghoornianum* (Окско-Донская равнина,  $\times 900$ ); 5 — *A. barghoornianum* (Traverse, стр. 63, табл. 12, фиг. 102,  $\times 700$ ); 6 — *A. kurzii* (Eyde, Bartlett, Barghoorn, стр. 307, табл. 6, фиг. d,  $\times 600$ ).

# СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
И. И. Тумаджанов, Р. К. Беридзе, А. И. Погосян. Дифференциация популяций и эволюция полиплоидного комплекса <i>Veronica gentianoides</i> Vahl agg. на Большом Кавказе . . . . .	1073
О. Н. Дубовик, М. В. Клоков, А. Н. Краснова. Флористические, историко-географические районы степной и лесостепной Украины . . . . .	1092
М. Г. Пименов, Л. И. Сдобнина. К систематике рода <i>Seseli</i> L. I. Ревизия рода <i>Libanotis</i> Hill ( <i>Umbelliferae</i> ) . . . . .	1108
А. П. Меликян, Л. Г. Мурадян. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе <i>Chrysantheminae</i> ( <i>Asteraceae</i> ) . . . . .	1123
Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух. О состоянии и перспективах исследования флоры Украины . . . . .	1134
И. М. Балонов, Г. В. Кузьмин. Электронно-микроскопическое изучение видов рода <i>Mallomonas</i> Perty ( <i>Chrysophyta</i> ) из водохранилищ волжского каскада. I. Series <i>Tripartitae</i> Harris et Bradley . . . . .	1142
В. Н. Голубев, В. Г. Кобчинская. О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма . . . . .	1147
НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . .	1158
В. П. Бочанцев. Новые маревые из Средней Азии. (1158). — У. Пратов. Второй вид рода <i>Nanophyton</i> Less. ( <i>Chenopodiaceae</i> ). (1161). — Ю. Д. Сосков. Новые серии, подвиды и гибриды в роде <i>Calligonum</i> L. ( <i>Polygonaceae</i> ). (1162).	
СООБЩЕНИЯ . . . . .	1164
Ю. М. Мирошниченко. Особенности сезонной динамики продуктивности в фитоценозах Афро-Азиатской аридной области. (1164). — А. С. Стенина, М. В. Гецен. Диатомовые водоросли в планктоне тундровых Харбейских озер (Коми АССР). (1178). — Т. Я. Омельчук-Мякушко, В. И. Чопик. Род <i>Jovibarba</i> Opiz ( <i>Crassulaceae</i> ) во флоре Украины. (1183). — М. И. Котов. Новый американский род и вид <i>Leavenworthia torulosa</i> A. Gray ( <i>Brassicaceae</i> ) в СССР. (1187). — С. С. Харкевич. <i>Borodinia</i> N. Busch — новый род для советского Дальнего Востока ( <i>Brassicaceae</i> ). (1188). — В. И. Буянкин. Новые сорные растения Уральской области. (1190). — Э. В. Романова. Растения сем. <i>Cupressaceae</i> из позднего мела горы Жуванкара (Зайсанская впадина). (1191). — В. Ф. Тарасевич. Пыльца <i>Alangium</i> в миоценовых отложениях Русской равнины ( <i>Alangiaceae</i> ). (1194). — Л. И. Крестьянин, В. А. Макаров. О <i>Pinus sibirica</i> Du Tour на Соловецких островах. (1198).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . . .	1204
М. С. Боч, Е. А. Галкина. (Рецензия). Классификация торфа и болот. 1973. (1204). — Е. П. Матвеева. (Рецензия). Луга Южного Казахстана. 1974. (1209). — А. М. Семенова-Тян-Шанская. Р. И. Злотин, К. С. Ходашева. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. 1974 (1211).	
ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . . .	1214
Е. Г. Бобров. Памяти Ю. Н. Воронова (к 100-летию со дня рождения). (1214).	
ХРОНИКА . . . . .	1218
Н. А. Белоусова. Рабочий симпозиум «Взаимоотношения леса и болота; болотные ягодники; всплывание торфов» (пос. Борок, 11—17 сентября 1974 г.). (1218).	

1 р. 50 к.

196 70056

Индекс  
70056

ГРОМОВА 12 КВ 41

ЦВЕЛЕВУ

23 1-12